

Tartu Ülikool
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond
Ökoloogia ja maateaduste instituut
Botaanika osakond

Ott Kangur

**LEHE JA MULLA VEEPOTENTSIAALIDE VAHELISE TASAKAALU
KUJUNEMINE MUUTUVAS KESKKONNAS**

Magistritöö

Juhendaja: dotsent Arne Sellin

Tartu 2014

Sisukord

1. Sissejuhatus.....	3
1.1. Lehe veepotentsiaali ööpäevane dünaamika ja seda mõjutavad keskkonnategurid.....	3
1.1.1. Mullavee kättesaadavus.....	5
1.1.2. Atmosfääri suhteline veesisaldus.....	6
1.1.3. Õhutemperatuur.....	7
1.1.4. Valguskiirgus.....	8
1.2. Koidueelse lehe veepotentsiaali ökofüsioloogiline tähtsus.....	8
1.3. Koidueelset lehe ja mulla veepotentsiaalide vahelist tasakaalu mõjutavad faktorid.....	10
1.3.1. Õhulõhede avatus ja veeaururõhu defitsiit.....	10
1.3.2. Vähene mullavee kättesaadavus.....	12
1.3.3. Lühikesed ööd.....	13
1.3.4. Toitainete hulk mullas.....	14
1.4. Kliimamuutuste regionaalne omapära Põhja-Euroopas.....	15
1.5. Töö eesmärgid.....	16
2. Materjal ja metoodika.....	18
2.1. Proovialade kirjeldus.....	18
2.2. Katse korraldus.....	18
2.3. Veepotentsiaali määramine.....	19
2.4. Keskkonnaparametrite mõõtmine.....	19
2.5. Andmeanalüüs.....	20
3. Tulemused.....	21
3.1. Keskkonnafaktorite mõju lehe ja ksüleemi veepotentsiaali kujunemisele.....	21
3.2. Õhuniiskusega manipuleerimise mõju veepotentsiaalide tasakaalule.....	22
3.3. Keskkonnafaktorite mõju lehe- ja mullaveepotentsiaalide tasakaalule.....	24
3.4. Keskkonnafaktorite mõju lehe- ja oksa ksüleemi veepotentsiaalide erinevusele.....	26
4. Arutelu.....	28
Kokkuvõte.....	31
Summary.....	32
Tänuavaldused.....	33
Kasutatud kirjandus.....	34
Lisad.....	41

1. Sissejuhatus

1.1. Lehe veepotentsiaali ööpäevane dünaamika ja seda mõjutavad keskkonnategurid

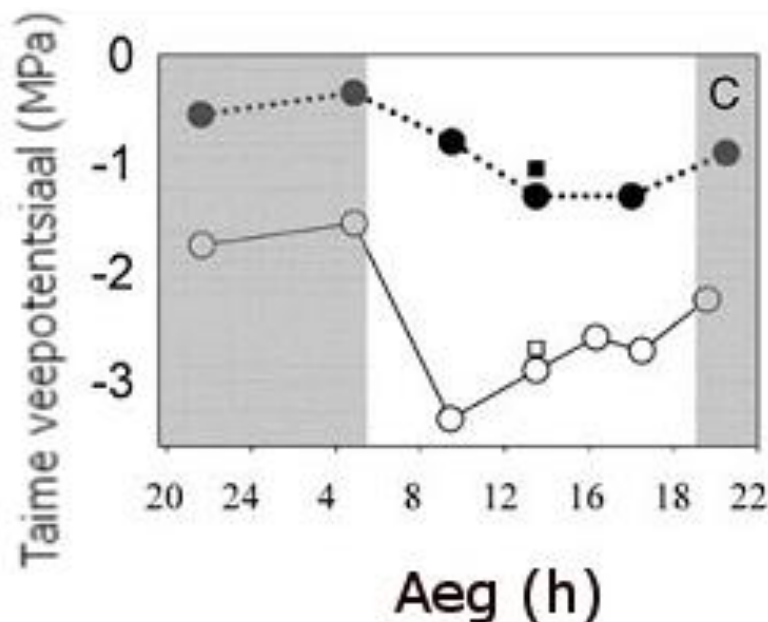
Taimede õhulõhede kaudu toimub gaasivahetus ümbritseva keskkonnaga. Ühelt poolt siseneb nende kaudu fotosünteesiks vajalik süsihappegaas lehtedesse, teisalt väljuvad molekulaarne hapnik ja gaasilises faasis vesi (veeaur). Seega on taimed sunnitud leidma igas keskkonnasituatsioonis optimaalse lahenduse, millal ja millisel määral õhulõhesid avatuna hoida, et süsihappegaasi omastamisest saadav tulu ja veekadu oleksid tasakaalus.

Hommikul koos päikesetõusuga, kui taimede õhulõhed avanevad, hakkab veepotentsiaal taimes langema ning saavutab tavaliselt kõige madalama taseme keskpäeval või pärast seda. Veepotentsiaal väljendab vee potentsiaalset energiat ruumalaühiku kohta antud tingimustes võrreldes absoluutselt puhta veega normaaltingimustes. Tegemist on füüsikalise suurusega, mis määrab vee liikuvuse, aurumise, kättesaadavuse taimedele; seda mõõdetakse rõhuühikutes (MPa, bar, atm). Vesi liigub mööda veepotentsiaali gradienti, s.t. ruumiosast, kus veepotentsiaal on kõrgem, ruumiosasse, kus see on madalam. Veepotentsiaal moodustub mitmest komponendist (Hinckley et al., 1978) – rõhupotentsiaalset (Ψ_p), osmootsest potentsiaalset (Ψ_π), maatrikspotentsiaalset (Ψ_m) ja gravitatsioonipotentsiaalset (Ψ_g):

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_\pi + \Psi_m + \Psi_g \quad (1)$$

Esimene neist on enamasti positiivse väärtusega, osmootne ja maatrikspotentsiaal on alati negatiivse väärtusega ning gravitatsioonipotentsiaal võib olla positiivse või negatiivse väärtusega sõltuvalt olukorrast. Vee liikumisel taimedes kohtab veevoog juhtkudede hõõrdetakistust, mille toimel formeerub veepotentsiaali lisakomponent – friktsioonipotentsiaal Ψ_f . Seega liigub vesi süsteemis muld-taim-atmosfäär sinna, kus on summaarselt madalam veepotentsiaal. Reaalselt taime veepotentsiaali mõjutavatest teguritest on olulisemad rõhu-, osmootne ja friktsioonipotentsiaal.

Lehtede madal veepotentsiaal (Ψ_L) indutseerib õhulõhede ahenemise, mispeale intertsellulaarse CO_2 tase langeb, veepotentsiaal hakkab vähehaaval tõusma ning õhulõhede juhtivus uuesti suureneb. Õhtul hämaruse saabudes tavaliselt õhulõhed sulguvad ning veepotentsiaal hakkab jõudsamalt tõusma ning veega hästi varustatud mulla tingimustes peaks see saavutama ööpäevase maksimaalse väärtuse vahetult enne koitu (Ψ_{pd}), s.t. enne õhulõhede avanemist (joon. 1; Hinckley et al., 1978). Koidueelsel ajal saavutab taime veepotentsiaal teatud tasakaaluseisundi mulla veepotentsiaaliga (Ψ_s) – see on maksimaalne veepotentsiaal antud mullavee kättesaadavuse korral. Sellepärast on seda nimetatud ka põhipotentsiaaliks (ingl. k. *base water potential*; Ψ_b) (Hinckley et al., 1978; Sellin, 1996, 1997, 1998, 1999).



Joonis 1. Veepotentsiaali ööpäevane käik kahe tamme (*Quercus virginiana* ja *Q. oleoides*) keskmiste näol põuatingimustes (tühjad ringid) ja veega hästi varustatud mullas (täidetud ringid). Hall ala tähistab öist aega, valge ala päevast aega (Cavender-Bares et al., 2007).

Ajaühikus lehtedest aurunud vee hulk on omastatud vee hulgast päeval ajal oluliselt suurem. Suurem aurumine põhjustab lehtedes dünaamilise veedefitsiidi, mis tekitab veepotentsiaali gradiendi teekonnal muld-juur-leht – see põhjustab vee sisenemise taimejuurtesse ja käivitab taimesisese veetranspordi. Öösel on ksüleemi vool oluliselt suurem kui transpiratsioon, mis vihjab sellele, et taime maapealsed koed taastavad osaliselt või täielikult päeval ajal kaotatud veevaru. Teatud hetkel päeval need võrdsustuvad, kuna transpiratsiooni intensiivsus kasvab

kiiremini, seda seletatakse öösel kogunenud taimesiseste veevarude kasutamisega (Zweifel et al., 2001).

Mitmed uurimused on näidanud, et taimede veepotentsiaal ei tarvitse saavutada enne koitu tasakaalu mulla veepotentsiaaliga. Nii lehtede kui ksüleemi veepotentsiaal võib jääda märksa madalamaks sellest, mis on määratud Ψ_s , hõõrdetakistuse ja gravitatsioonivälja vastumõjuga. Taimelehe koidueelne veepotentsiaal sõltub paljuski taimeliigist, elupaigast, eluvormist jm.: külmakõrbe põõsastel -1,2 – -1,8 MPa (Donovan et al., 1999), soolakusood püsikutel -0,5 – -1,0 MPa, soojade kõrbete põõsastel kuni -1,0 MPa (Donovan et al., 2001), parasvöötme okaspuudel üle -0,5 MPa (Sellin, 1999) või -1,0 – -1,3 MPa (Kavanagh et al., 2007).

1.1.1. Mullavee kättesaadavus

Mulla veesisaldus on üks olulisemaid faktoreid, mis määrab taimede veepotentsiaali. Kui Ψ_s on madal, s.t. mulla veesisaldus väike, mõjub see negatiivselt ka taimestaatusele (Marino et al., 2014; Sellin, 1996, 1999). Williams (1974) leidis, et kui mulla veepotentsiaal langeb -0,05-lt -1,3 MPa-ni, väheneb vee vool mullast kariibi männi (*Pinus caribaea*) juurtesse umbes 12 korda. Mullavee mahuprotsendi vähenemine 35-lt 16-le vähendas hariliku õlipuu (*Olea europaea*) lehtede koidueelset veepotentsiaali 9 korda (-0,5-lt -4,5 MPa-ni; Marino et al., 2014). Põhimõtteliselt ei saa taime veepotentsiaal olla kõrgem kui mulla veepotentsiaal, seega määrab mulla veesisaldus taime veepotentsiaali ülemise piiri (Zweifel & Häsler, 2001).

Kui mullas on piisavalt vett, on taimede õhulõhed päevasel ajal korralikult avatud, mis tähendab, et toimub intensiivne transpiratsioon ja ühtlasi vee liikumine mullast läbi taimede atmosfääri (Hinckley et al., 1978). Mulla veedefitsiit mõjutab tugevalt transpiratsiooni, veepotentsiaali ööpäevast dünaamikat ja öise/päevase transpiratsiooni proportsioone ning seeläbi ka Ψ_{pd} . Kui veega piisavalt varustatud puude öine transpiratsioon moodustab vaid 6-8% kogu ööpäevasest transpiratsioonist, siis põua tingimustes on vastav näitaja juba 19-20% (Cavender-Bares et al., 2007; Sellin ja Lubenets, 2010). Seega kuivades oludes kasvades panustavad taimed rohkem öisesse veetransporti, mis on tõenäoliselt seotud mineraalainete omastamisega mullast ja transpordiga taimes (Caird et al., 2007).

1.1.2. Atmosfääri suhteline veesisaldus

Kui vaadelda kogu vee liikumise teekonda alates mullast läbi taime ja sealt atmosfääri, siis kõige suurem veepotentsiaalide erinevus esineb tavaliselt lehe ja atmosfääri vahel. See veepotentsiaalide erinevus sõltub kõige enam atmosfääri veesisaldusest ning peaaegu mitte lehe veestaatusest, kuna lehe rakuvaheruumides olev õhk on tavaliselt veeauruga küllastunud. Mida madalam on suhteline õhuniiskus (ingl. k. *relative humidity*; RH), seda suurem on kahe keskkonna vaheline veeauru rõhkude erinevus (ingl. k. *vapour pressure difference*; VPDL) ning seda tugevama jõuga imatakse veeauru lehest välja, s.t. seda suurem on atmosfäärinõudlus (ingl. k. *atmospheric evaporative demand*; AED). Kui aga atmosfäär on samuti niiske, siis VPDL on väiksem ja vee aurustumine taimedest aeglasem. On näidatud, et mida intensiivsem on transpiratsioon (suuremad veekaod ajaühikus), seda madalam on taime veepotentsiaal (Donovan et al., 2003; Čermák et al., 2007). Seega madala õhuniiskuse korral on taimede veepotentsiaal madalam.

Kuigi mulla veesisaldus määrab maksimaalse võimaliku veepotentsiaali väärtuse taimes, siis VPDL on kõige olulisemaks faktoriks, mis määrab transpiratsiooni ja lehe veepotentsiaali ööpäevase käigu (Sellin, 1997; Zweifel & Häslner, 2001). Kui taimede õhulõhed püsivad konstantselt avatuna, sõltub transpiratsioon vaid atmosfääri füüsikalisetest näitajatest. Võime õhulõhede avatust reguleerida aitab taimedel transpiratsiooni kohaldada kogu taime veebilansiga.

Tavaliselt toimub õhulõhede sulgumine õhtul, kui fotosünteesiks vajalik päikesevalgus kaob ja intertsellulaarse CO₂ kontsentratsioon tõuseb. Kuna fotosünteesi ei toimu, ei ole mõtet ka õhulõhesid, mille kaudu taim protsessiks vajalikku CO₂ omastab, avatuna hoida. Samas on teada, et vahel sulguvad õhulõhed ka päeval ajal – tugeva veedefitsiidi korral. Tihti on see seotud atmosfääri kuivusega, mis põhjustab kõrge AED. Seega vältimaks atmosfääri kuivuse poolt põhjustatud liigset veekadu, sulgevad taimed oma õhulõhed. On näidatud, et mida suurem on VPDL, seda väiksem on õhulõhede juhtivus ehk seda enam on need suletud (Hinckley et al., 1978; Sellin ja Kopper, 2004, 2005). Üldiselt on õhulõhede juhtivus kõige suurem hommikul ajal ning pärastlõunal see väheneb (Prior et al., 1997; Christman et al., 2009). VPDL mõju õhulõhede juhtivusele on tugevam juhul, kui lehtede koidueelne veepotentsiaal (Ψ_{pd}) on mõõdukalt madal (-0,5...-1,5 MPa). Kui see on nendest väärtustest madalam või kõrgem, on VPDL mõju õhulõhede juhtivusele nõrgem (Prior et al., 1997).

Üldlevinud arusaamade kohaselt peaks Ψ_L öösel tõusma ning enne koitu saavutama tasakaalu mulla veepotentsiaaliga (Hinckley et al., 1978; Donovan et al., 1999). Seletatakse seda õhulõhede sulgumisega öhtul ja vee jätkuva liikumisega mullast taime öisel ajal. Kuna öösel on AED väga madal, s.t. taimed peaaegu vett ei kaota, nagu see päeval ajal toimub, hakkavad leherakud veega täituma, kuni saavutatakse tasakaal Ψ_S -ga. Et selline nähtus puudel esineks, peavad nii mullas kui ka puudes endas valitsema statsionaarsed tingimused (Hinckley et al., 1978).

1.1.3. Õhutemperatuur

Õhutemperatuuri mõju on välitingimustes üsna raske teistest faktoritest eristada. Siiski on näidatud, et kõrgematel temperatuuridel on transpiratsiooni tase kõrgem ning sellest tulenevalt veepotentsiaal taimedes madalam. See on seletatav vee kiirema aurumisega mesofüllil rakukestade pinnalt. Muudest faktoritest on temperatuuriga kõige enam seotud RH – mida kõrgem on temperatuur, seda suuremad on atmosfääri absoluutne veesisaldus ja küllastatud veeaururõhk. Näiteks 5°C õhutemperatuuri ja 50% õhuniiskuse juures on transpiratsiooni tase sama, mis 25°C ja 75% RH juures (Larcher, 2001).

Temperatuuri mõju realiseerub ka läbi õhulõhede regulatsiooni, sest õhulõhed on avatud teatud temperatuurivahemikus. Samuti sõltuvad ka õhulõhede avanemise ja sulgumise kiirused õhutemperatuurist. Üldiselt nad 30°–35°C juures sulguvad (Hinckley et al., 1978). Seega tingimusel et õhulõhed sulguvad, peaks temperatuuri tõustes lehe veepotentsiaal samuti tõusma hakkama. Kuna suurem osa taimedest kasvab tingimustes, mille temperatuurivahemiku juures on õhulõhed avatud, siis enamasti õhutemperatuuri tõus tingib veepotentsiaali languse (Sellin, 1996). Lisaks näitasid Prior jt. (1997), et temperatuuri tõustes 35°C-ni, langeb noortel eukalüptidel (*Eucalyptus tetrodonta*) vee omastamine mullast väga järsult, mis põhjustab veepotentsiaali languse taime maapealsetes osades. Külmumistemperatuurid põhjustavad paljudel liikidel samuti õhulõhede sulgumist (Hinckley et al., 1978), mõjutades seeläbi taime veekadusid ja lehe veepotentsiaali.

1.1.4. Valguskiirgus

On teada, et päikeselt tulev lühilaineline kiirgus mõjub õhulõhede avatusele positiivselt, mistõttu on õhulõhed päevasel ajal reeglina avatud. Kuna avatud õhulõhed võimaldavad transpiratsiooni, põhjustab valguskiirgus taimedes veepotentsiaali langust. Teiseks tõstab päikese kiirgus lehe temperatuuri, mistõttu suureneb atmosfääri ja lehe vaheline VPDL. Selle tagajärjel esineb transpiratsioon ka olukorras, kus atmosfäär on üsna niiske või lausa veeauru küllastustaseme lähedal (Larcher, 2001).

1.2. Koidueelse lehe veepotentsiaali ökofüsioloogiline tähtsus

Tavaliselt korreleerub mulla veepotentsiaal koidueelse lehe veepotentsiaaliga, Ψ_{pd} (Hinckley et al., 1978). Nähtust, kus taime veepotentsiaal saavutab enne koitu tasakaalu mulla veepotentsiaaliga, kasutatakse laialdaselt juuri ümbritseva mulla veestaatuse hindamiseks ökofüsioloogilistes uuringutes (Donovan et al., 2003; James et al., 2006). Olukorda, kus taime veepotentsiaal ei tasakaalustu öö jooksul mulla omaga, nimetatakse veepotentsiaalide koidueelseks tasakaalustamatuseks ehk disbalansiks (ingl. k. *predawn disequilibrium*; PDD; Donovan et al., 1999). Veepotentsiaalide koidueelset disbalanssi on täheldatud osadel puittaimedel, samuti muude eluvormide soolalembestel liikidel (Donovan et al., 2003). PDD arvutatakse lihtsa valemi abil (Donovan et al., 2003):

$$PDD = \Psi_s - \Psi_{pd}, \quad (2)$$

kus Ψ_s on mulla veepotentsiaal ja Ψ_{pd} on koidueelne lehe veepotentsiaal.

Lehe veepotentsiaali ööpäevast dünaamikat on võimalik analüüsida koosnevana kahest komponendist (Hinckley, 1978; Sellin, 1998):

$$\Psi_L = \Psi_b + \Psi_d \quad (3)$$

Koidueelne veepotentsiaal ehk põhipotentsiaal ($\Psi_{pd} = \Psi_b$) väljendab staatilist veestressi, mis on määratud mullavee kättesaadavusega. Ψ_b -le lisandub päeval depressioonipotentsiaal (Ψ_d), mis kajastab AED mõju taimele ja on seega dünaamilise veedefitsiidi mõõduks. Isegi kui PDD esineb, saab Ψ_{pd} -d kasutada erinevates ökofüsioloogilistes mõõtmistes. Esiteks annab see hinnangu mulla veestaatuse kohta, millega taim realselt kokku puutub; teiseks näitab see lehe

veepotentsiaali, millega taim alustab päeva (Hinckley et al., 1978). Lisaks võimaldab see hinnata selliseid parameetreid nagu õhulõhede juhtivus ja transpiratsioon, aga ka erinevusi kasvukiiruses, juurdumissügavuses ja stressitaluvuses (James et al., 2006).

Üheks olulisemaks ja laialt kasutatavaks parameetriks, mida saab Ψ_{pd} abil hinnata, on õhulõhede päevane maksimaalne juhtivus. Roostepuuni tamme (*Quercus marilandica*), punase tamme (*Quercus rubra*), nukilise eukalüpti (*Eucalyptus tetrodonta*), hariliku määripõõsa (*Sarcobatus vermiculatus*) ning kolmehambulise puju (*Artemisia tridentata*) peal on näidatud, et mida madalam on Ψ_{pd} , seda väiksem on ka päevane maksimaalne õhulõhede juhtivus (Romo ja Haferkamp, 1989; Thomas ja Eamus, 1999). Seejuures tammedel samaaegselt mõõdetud lehe veepotentsiaal ja õhulõhede juhtivus omavahel ei korreleerunud (Reich ja Hinckley, 1989). Kuna Ψ_{pd} , mis on ühtlasi põhipotentsiaaliks, näitab kuivõrd on taime koed öö jooksul veega täitunud, siis võib väita, et päevane õhulõhede avatus sõltub rohkem kudede öisest laadumisest kui lehtede päevasest veestaatusest. Teiseks hüdrauliliseks karakteristikuks, mida saab Ψ_{pd} abil hinnata, on hüdrauliline juhtivus. Katses hariliku pöõgi (*Fagus sylvatica*) ja kivitammega (*Quercus petraea*) näidati, et Ψ_{pd} korreleerub üsna hästi süsteemi muld-juur-vars juhtivusega ning lehe spetsiifilise juhtivusega (Aranda et al., 2005).

Õhulõhede väiksem avatus tingib ka CO₂ vähema omastamise lehtede poolt. Võiks arvata, et sellest tulenevalt väheneb ka fotosünteesi intensiivsus. Nukilise eukalüpti (*Eucalyptus tetrodonta*) peal küll näidati, et fotosünteesi intensiivsus langeb, kuid see ei ole seotud madalama CO₂ kontsentratsiooniga lehe intertsellulaarides (see tase hoiti konstantsena), vaid lehe madala veesisalduse ja koidueelse veepotentsiaaliga (Thomas ja Eamus, 1999). Selle uurimuse tulemused näitavad, et Ψ_{pd} aitab seletada fotosünteesi intensiivsuse muutusi, viimasega on üsna tugevalt seotud ka taimede kasv ja produktsioon. Tõrvikumännil (*Pinus taeda*) Ψ_{pd} abil on üsna hästi võimalik hinnata puu kasvukiirust: mida suurem on Ψ_{pd} , s.t. mida niiskem muld, seda suuremad on puu mõõtmed (Mitchell et al., 1993).

Koidueelset ksüleemi veepotentsiaali on kasutatud ka koosluste ja elupaikade veerežiimi uurimiseks (Davis ja Mooney, 1986; Donovan ja Ehleringer, 1994; Romo ja Haferkamp, 1989). Erinevate puhmaliikide Ψ_{pd} ja veekasutus erinesid nii liigisiselt kui ka liigiti. Taime vanuse, suuruse ja juurestiku sügavuse kasvuga suureneb liigil *Chrysothamnus nauseosus* Ψ_{pd} ja väheneb veestress (Donovan ja Ehleringer, 1994). Hariliku määripõõsa (*Sarcobatus*

vermiculatus) ja kolmehambulise puju (*Artemisia tridentata*) veekasutuse võrdlemiseks ja mulla veesisalduse hindamiseks juurdumissügavusel kasutati samuti koidueelset ksüleemi veepotentsiaali (Romo ja Haferkamp, 1989).

1.3. Koidueelset lehe ja mulla veepotentsiaalide vahelist tasakaalu mõjutavad faktorid

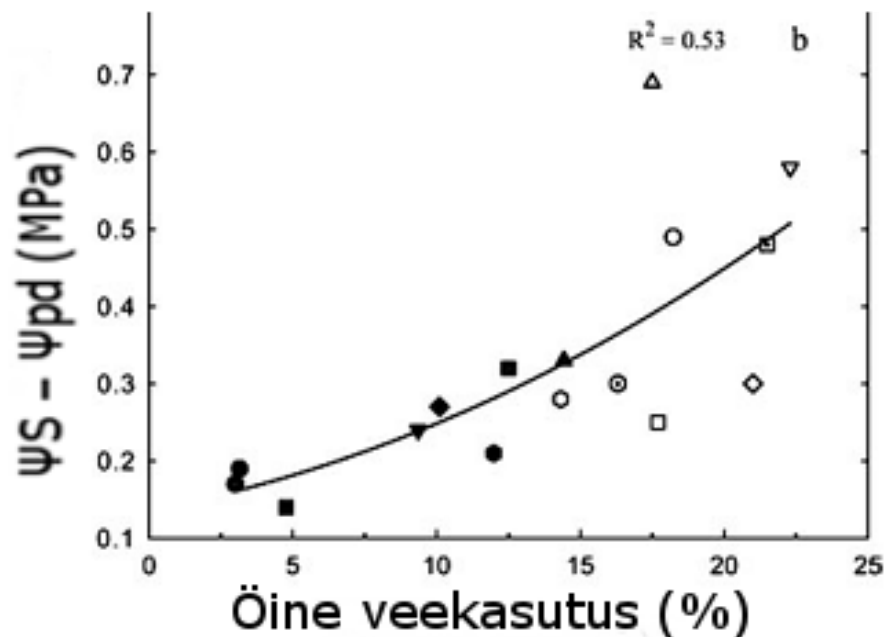
Mitmes töös on leitud, et taime veepotentsiaal alati ei tasakaalustu enne koitu mulla veepotentsiaaliga. Enamasti põhjustab seda suur VPDL öisel ajal (Donovan et al., 1999, 2001, 2003; Sellin, 1996, 1999; Bucci et al., 2004, 2005; Scholz et al., 2007; Christman et al., 2009). Kavanagh jt. (2007) leidsid, et kahel katsealusel okaspuuliigil neljast esines PDD avatud õhulõhede ja suure VPDL kombinatsioonina. Kuid lisaks nendele võivad PDD-d põhjustada vähene veehulk mullas, lahustunud ainete rohkus lehtede apoplastis – osmootne potentsiaal langeb, mis põhjustab kogu veepotentsiaali languse (valem 1), hüdrauliline tõstuk (ingl. k. *hydraulic lift*; Donovan et al., 2003), lühike suvine öö suurtel laiuskraadidel (Sellin, 1996, 1999), aga ka tüvede suur veemahutavus (Bucci et al., 2004).

1.3.1 Õhulõhede avatus ja veeaururõhu defitsiit

Öise transpiratsiooni üheks eeltingimuseks on õhulõhede avatus öösel. Sellist nähtust on täheldatud väga paljudes taimeperekondades ja ka väga erinevate eluvormide esindajatel: nii üheaastastel taimedel kui püsikutel, ühe- ja kaheidulehelistel, roht- ja puittaimedel. Need taimeliigid, mille õhulõhed võivad olla öösel avatud, esinevad mitmesugustes elupaikades: märgaladel, kõrbetes, neotroopilistes savannides, parasvöötme heitlehistes ja igihaljastes metsades ning subalpiinsetes metsades (Caird et al., 2007). Seega on raske välja tuua mingit kindlat mustrit, toetudes vaid taimedele endile, mis tingib öise transpiratsiooni. Pigem on see liikide bioloogiliste iseärasuste ja keskkonnatingimuste vastastikuste mõjude tulemus (Donovan et al., 2003; Caird et al., 2007; Kavanagh et al., 2007; Sellin ja Lubnets, 2010).

Öine transpiratsioon võib moodustada kuni 15-22% ööpäevasest transpiratsioonist (Bucci et al., 2005). Öösiti ei langenud erinevatel liikidel (*Styrax ferrugineus*, *Roupala montana* ja *Ouratea*

hexasperma) õhulõhede juhtivus alla $40 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mõnel juhul (*R. montana*) tõusis see pimedada perioodi lõpuks isegi üle $100 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Bucci et al., 2004). Õhulõhede avatus on tihedalt seotud atmosfääri seisundiga – üldiselt, mida kuivem on atmosfäär, seda suletumad on õhulõhed. Osadel taimedel on see seos tugevam (isohüdrilised liigid) ning teistel nõrgem (anisohüdrilised liigid; (Dai et al., 1992; El-Sharkaway ja Cock, 1984; Morison ja Gifford, 1983). Siiski ei tähenda see automaatselt seda, et kuivema õhu tingimustes ehk suletumate õhulõhede korral on transpiratsioon madalam ning vastupidi. Küll on aga teada, et õhulõhed reageerivad hästi õhuniiskuse muutustele, seda isegi pimedal ajal (Bucci et al., 2004). Üsna ilmekalt väljendub see piirkondades, kus selgelt eristunud kuiv ja niiske aastaaeg vahelduvad. Kuival aastaajal on lehe ja atmosfääri vaheline VPDL suurem, mistõttu on transpiratsioon intensiivsem, kuna õhulõhed pole täielikult suletud. Sellest tulenevalt on kuival perioodil ka Ψ_{pd} negatiivsem ning PDD suurem (joon. 2; Bucci et al., 2004, 2005). Donovan jt. (2001) näitasid kaetud ja katmata taimede ksüleemi Ψ_{pd} väärtuste võrdlemisel, et öise transpiratsiooni panus nelja puittaimeliigi (*Atriplex confertifolia*, *Batis maritima*, *Larrea tridentata* ja *Sarcobatus vermiculatus*) veepotentsiaalide koidueelsesse tasakaalustamatusesse oli 0,50-0,87 MPa, mis moodustas 35-61% nende liikide kogu PDD-st. Troopilistel savanniliikidel oli öise transpiratsiooni osatähtsus väiksem, 0,30-0,45 MPa ulatuses (Bucci et al., 2004).



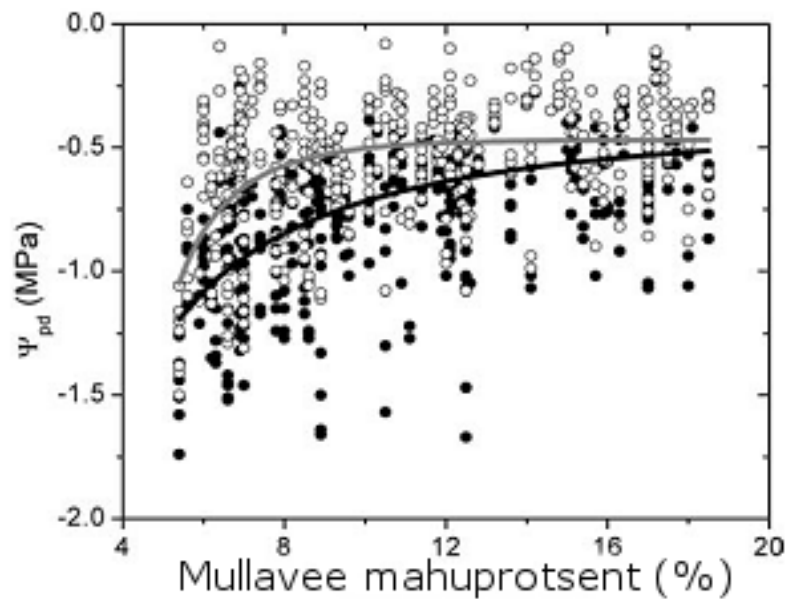
Joonis 2. Veepotentsiaalide koidueelse tasakaalustamatuse ($\Psi_s - \Psi_{pd}$) sõltuvus öisest veekasutusest. Täidetud kujundid – niiske aastaaeg; tühjad kujundid – kuiv aastaaeg (Bucci et al., 2005 järgi).

Avatud õhulõhed ei ole ainukeseks põhjuseks, miks taime ja mulla veepotentsiaalide vahel tasakaalulist seisundit ei kujune. Isegi kaetud (see peaks elimineerima öise transpiratsiooni) lehtede veepotentsiaal ei tarvitse stabiliseeruda ega saavutada öö jooksul tasakaalu mulla veepotentsiaaliga (Donovan et al., 1999; Bucci et al., 2004, 2005; James et al., 2006; Caird et al., 2007). Kahel külmakõrbe põõsaliigil (*Chrysothamnus nauseosus* ja *Sarcobatus vermiculatus*) põhjustasid PDD-d öine transpiratsioon (erinevus 0,1 ja 0,6 MPa) ning apoplastis lahustunud ained (erinevus 0,7 ja 0,9 MPa), hüdraulilise tõstuki osakaal oli 0,3 MPa. Seega erinevate mehhanismide summaarne mõju oli neil põõsaliikidel vastavalt 1,1 ja 1,8 MPa, mis on veidi väiksemad katse käigus mõõdetud kogu PDD väärtustest – 1,4 ja 2,7 MPa (Donovan et al., 2003). Lehe apoplastis lahustunud ained olid üheks PDD-d põhjustavaks mehhanismiks ka muudel kuivas kliimas kasvavatel liikidel, erinevus Ψ_s ja Ψ_{pd} vahel ulatus üle 0,5 MPa (Donovan et al., 2001).

1.3.2. Vähene mullavee kättesaadavus

Maakera erinevates piirkondades leidub väheste sademetega piirkondi, kus esineb ariidne kliima. Mullad on nendes piirkondades väga kuivad, mistõttu on taimede kasvutingimused üsna ekstreemsed. On täheldatud, et kuivus takistab veepotentsiaalide koidueelse tasakaalu kujunemist sellistes tingimustes kasvavatel taimedel.

Cruz jt. (2012) näitasid, et pideva veestressi all kannatavate taimede Ψ_{pd} on madalam (1,0 – 3,2 MPa), kui nendel, mis kasvavad veega hästi varustatud mullas. Päevased lehe veepotentsiaali erinevused sõltuvad sellest, kui kaua on taimed veestressi all kannatanud – mida kauem, seda madalamaks muutub Ψ_{pd} väärtus ja seda suuremaks erinevus võrreldes veega hästi varustatud taimedega. Sarnase seose (joon. 3) leidsid ka Kavanagh jt. (2007): 6% (mahuprotsent) veesisaldusega mullas oli Ψ_{pd} umbes 0,5 MPa võrra madalam kui 10% mulla veesisalduse korral. Sellest niiskem muld Ψ_{pd} väärtust praktiliselt enam ei mõjutanud.



Joonis 3. Koidueelse veepotentsiaali sõltuvus mulla veesisaldusest neljal okaspuuliigil Idaho osariigis. Täidetud ringid – mõõdetud veepotentsiaali väärtused; tühjad ringid – korrigeeritud veepotentsiaali väärtused (Kavanagh et al., 2007).

Katsed neotroopiliste savannipuudega on näidanud, et kuival aastaajal on Ψ_{pd} väärtus Ψ_s väärtusest rohkem negatiivne kui vihmasel aastaajal (Bucci et al., 2005). Sarnane seos on leitud ka viinamarjataimedel erineva kastmisrežiimi korral. Selles katses olid Ψ_{pd} ja Ψ_s erinevused suuremad kuivema mullaga katsealadel (Rogiers et al., 2012). Seega on kuival aastaajal PDD väärtus suurem kui vihmasel perioodil, mil muld on niiskem. Põuatingimustes läheb mulla ja taime veepotentsiaalide tasakaalustumiseks vaja rohkem aega, kuna juurte ja mulla vaheline kontakt on nõrgenenud, mis põhjustab suurema takistuse vee liikumisele mullast taime (Sellin, 1997). Teisalt võib seda seletada ka suurema atmosfääri nõudlusega kuival perioodil (joon. 2).

1.3.3. Lühikesed ööd

Suurtel laiuskraadidel on suvel ööd lühikesed, mis tähendab, et pimedat aega, mil õhulõhed võiksid olla potentsiaalselt suletud, on üsna vähe. Selletõttu veepotentsiaali ööpäeva kõrgeim väärtus ei esine alati enne koitu, vaid 1-2 tundi pärast päikesetõusu (Sellin, 1996, 1997). Põhja-Euroopas on lühikese öö tõttu see tõenäoliselt üsna sagedaseks nähtuseks, et veepotentsiaal taime ja mulla vahel ei jõua päikesetõusuks tasakaalustuda (Sellin, 1999). Pikka aega suuremate puude varjus kasvanud allasurunud puude hüdrauliline takistus on selle keskkonnaga kohanemise tõttu

suurem. Seega võib arvata, et sellistel puudel läheb tasakaalu saavutamiseks kauem aega kui valgusele eksponeeritud puudel (Sellin, 1997).

1.3.4. Toitainete hulk mullas

Kooslused erinevad toitainete hulga ja kättesaadavuse poolest, mis ühena paljudest muudest faktoritest põhjustab nende liigilise koosseisu varieeruvust. Kupper jt. (2012) leiavad, et liikide eripära toitainete nõudluse suhtes on üheks öise transpiratsiooni esinemise põhjuseks. Näiteks viljakat kasvukohta eelistava hübriidhaava (*Populus tremula* × *P. tremuloides*) öine ksüleemivoolu intensiivsus ja öise veekasutuse osakaal päevasest veekasutusest (NWU) on oluliselt suuremad kõrgema toitainete sisaldusega mullal kui kehval mullal kasvades. Ksüleemivoolu intensiivsuse erinevus esineb seejuures vaid lehtede kasvuperioodi alguses, mil toitainete ja eeskätt lämmastiku kättesaadavus on kõige olulisem. Kasvuperioodi lõpul erinevus kaob. Peamiseks mehhanismiks, kuidas öine veekasutus toitainete omastamist parandab, peetakse transpiratsiooni poolt põhjustatud massivoolu esinemist mullas. Mullavesi koos toitainetega liigub juurtele lähemale, suurendades toitainete kontsentratsiooni risosfääris, kus nende kontsentratsioon eelmisel päeval oluliselt langes (Caird et al., 2007). See tagab taimele parema toitainete kättesaadavuse järgmiseks päevaks.

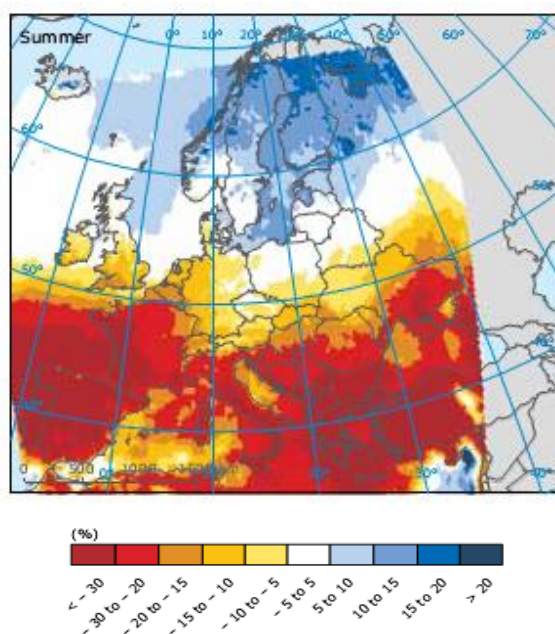
Lämmastiku ja fosfori lisamine ega VPD ei mõjutanud kiirekasvulise männiliigi (*Pinus taeda*) Ψ_{pd} -d (Faustino et al., 2013). Seega nii viljakal kui väheviljakal mullal kasvanud isenditel olid kudede täitumine veega ja öised veekaod sarnased. VPDL mõju puudumine vihjab asjaolule, et õhulõhed olid öösel suletud. Samas looduslikult toitainetevaestes kooslustes on lämmastiku ja fosfori lisamise tagajärjel öine õhulõhede juhtivus (g_s) väiksem ja Ψ_{pd} suurem. Seda on põhjendatud juurte väiksema hüdraulilise juhtivusega, mis omakorda tingib väiksema g_s (Scholz et al., 2007).

Sarnaselt toitanete efektiivsemale omastamisele, võivad öösel avatud õhulõhed soodustada ka süsiniku efektiivsemat assimilatsiooni varahommikul. Pärast päikesetõusu, kui valguse intensiivsus kasvab hüppeliselt, kuid võrdlemisi madal VPDL ei indutseeri veel õhulõhede sulgumist nagu keskpäeval ajal, on veekasutuse efektiivsus ja süsiniku omastamine suuremad (Bucci et al., 2005). Eriti kasulik võib see olla keskkonnas, kus vesi on limiteerivaks faktoriks (Caird et al., 2007).

Üsna intensiivne öine transpiratsioon ja sellega kaasnev toitainete omastamine osadel kiirekasvulistel puuliikidel nagu haab või arukask võib anda konkurentsieelise teiste liikide ees, seda eriti viljakates kasvukohtades, kus valguskonkurents on tugev. Seega öine õhulõhede avatus, tagamaks efektiivsemat toitainete omastamist, võib olla liigispetsiifiline adaptatiivne tunnus (Kupper et al., 2012).

1.4. Kliimamuutuste regionaalne omapära Põhja-Euroopas

Järgneva 100 aasta kohta on klimatoloogid koostanud erinevaid kliimamudeleid. Kuid võrdlemisi ühel meelel ollakse selles, et enamikes maailma piirkondades muutub kliima soojemaks ja kuivemaks. Suurematel laiuskraadidel, seal hulgas Põhja-Euroopas ja Balti regioonis pikaajalised keskmised temperatuurid samuti tõusevad, kuid tõusutrendi ennustatakse ka sademete hulga ning suhtelisele õhuniiskusele, s.t. kliima muutub hoopis niiskemaks (Kont et al., 2003; IPCC, 2007). Järgneva sajandi jooksul tõuseb temperatuur Eestis keskmiselt 2,3-4,5°C. Kõige suurem temperatuuri tõus leiab aset talvel, ajavahemikul juunist septembrini on temperatuuri tõus madalam. Sademete hulk suureneb keskmiselt 10-20%, kõige julgema ennustuse kohaselt isegi kuni 46% (Kont et al., 2003). Ka sademete hulga kasv on suvel tõenäoliselt väiksem (5-10%) kui külmal aastaajal (joon. 5). Sarnast stsenaariumi ennustatakse ka Skandinaavia ja Venemaa loodeosa jaoks (EEA, 2012).



Joonis 5. Sademete hulga muutus (%) suvel 2071-2100 võrreldes 1961-1990 (EEA, 2012).

Kliimamuutustega seostatakse ka ekstreemsete ilmastikunähtuste sagenemist, milleks on suured sajud või põuad, tugevad tormid (suurem tuulekiirus), ekstreemselt kõrged temperatuurid. Kuigi pika perspektiivi keskmisena muutub kliima Põhja-Euroopas niiskemaks, sagenevad ka siin põuad ja kuumalained. Ekstreemselt tugevat tuult ennustatakse Kesk- ja Ida-Euroopas, s.h. Eestis (EEA, 2012). Seega kliima muutub ebastabiilsemaks, mis võib omada olulist mõju erinevatele ökosüsteemidele.

Seniste uurimuste kohaselt arvatakse, et metsa juurdekasv kliimamuutuste foonil Põhja-Euroopas suureneb (EEA, 2012). Kuid võrdlemisi vähe teatakse, kuidas erinevad puuliigid tegelikult siin toimuvatele keskkonnamuutustele reageerivad ja kuidas nad kohaneda suudavad. Kõrgenenud õhuniiskuse tingimustes veevoog läbi taime väheneb (Kupper et al., 2011), mistõttu on ka transpiratsiooni intensiivsus väiksem (Sellin et al., 2013a) ning õhulõhede kontroll nõrgem (El-Sharkawy et al., 1984; Kupper et al., 2011). Lisaks näitasid arukasel läbiviidud katsed, et kõrgenenud õhuniiskuse tingimustes kasvanud taimedel vähenevad veedefitsiidi korral õhulõhede juhtivus ja lehtede hüdrauliline juhtivus ebaproportsionaalselt, mis seab need taimed ekstreemsetes ilmastikutingimustes suurema dehüdratsiooni riski alla (Sellin et al., 2014). Olukorras, kui esineb põud, ei ole selliselt kohanenud puud võimelised piisavalt kiiresti õhulõhesid sulgema, mistõttu võivad nende juhtkoed suurema tõenäosusega kaviteeruda (Brodribb ja Holbrook, 2006).

1.5. Töö eesmärgid

Taimefüsioloogia traditsiooniliste arusaama kohaselt peaks taimelehtede veepotentsiaal enne koitu saavutama tasakaalu mulla omaga. Mitmed senised uurimused on näidanud, et paljudel liikidel teatud tingimustes lehe ja mulla veepotentsiaalide vahel enne päikesetõusu tasakaaluseisundit siiski ei kujune, mis tähendab, et neil esineb koidueelne veepotentsiaalide tasakaalustamatus, PDD (Bucci et al., 2005, 2004; Donovan et al., 2001, 1999; Kavanagh et al., 2007; Rogiers et al., 2012; Sellin, 1999). Peamisteks faktoriteks, mis seda põhjustavad peetakse suurt öist atmosfäärinõudlust, mulla madalat veesisaldust ning lühikesi öid. Lisaks neile võivad taimedel esineda liigispetsiifiline kohastumused, mis tagavad õhulõhede avatuse öösel (Kupper

et al., 2012). Arvesse tuleks võtta ka asjaolu, et suurem osa senistest töödest on tehtud kuivas kliimas kasvavate taimedega, parasvöötmes on seni uuritud vaid okaspuid.

Käesoleva töö üheks eesmärgiks on välja selgitada, kas parasvöötmes kasvaval kiirekasvulisel hübriidhaaval (*Populus tremula* x *P. tremuloides*) esineb PDD ning millised faktorid seda kõige enam mõjutavad. Töö teiseks eesmärgiks on kliimamuutuste kontekstis uurida, kas lehe ja mulla veepotentsiaalide vahelise tasakaalu kujunemisele avaldab mõju ka kõrgeenenud suhteline õhuniiskus. Magistritöö on valminud ETF grandi nr. 8333 „Atmosfääri suureneva õhuniiskuse mõju metsapuude veevahetusele ja hüdraulilisele arhitektuurile” raames.

2. Materjal ja metoodika

2.1. Proovialade kirjeldus

Välitööd viidi läbi 2013. aasta suvekuudel Tartu maakonnas Meeksi vallas Rõka külas (58°15'N, 27°18'E, kõrgus merepinnast 40-48 m) asuval metsaökosüsteemi õhuniiskusega manipuleerimise (FAHM) katsealal, mis rajati 2006.-2007. aastal mahajäetud põllumaale. Katseala paikneb 2,7 hektaril, kuhu on loodud 9 prooviringi diameetriga 14 m ning mida ümbritseb puhvertsoon. Igasse ringi istutati katseala rajamise käigus 196 puud tihedusega 10000 puud ha⁻¹, millest poole moodustasid arukased (*Betula pendula*) ja teise poole hübriidhaavad (*Populus tremula* × *P. tremuloides*). Puhvertsooni on istutatud vaid hübriidhaavad tihedusega 2500 puud ha⁻¹. Kolmes ringis (H1, H2 ja H4) toimub suhtelise õhuniiskuse kunstlik suurendamine, kolm ringi (C1, C2 ja C4) on kontrollaladeks. Keskmiselt on kunstlikult niisutatavatel aladel suhteline õhuniiskus 7-8% kõrgem kui kontrollaladel. Ülejäänud kolm ringi (H3, C3 ja D1) on mõeldud *open-top*-tüüpi katseteks. 2013. aasta kevadel ringidest puud eemaldati. Arukaskede asemele istutati uued puud, hübriidhaavad uuenesid kännu- ning juurevõsudega.

2.2. Katse korraldus

Kõrgenenud suhtelise õhuniiskuse mõju hindamiseks teostati mõõtmisi samaaegselt nii kontrollringides (C1, C2 ja C4) kui ka kunstlikult niisutatud ringides (H1, H2 ja H4). Ühel nädalal kasutati korraga üht kontrollringi ja üht niisutusringi (nt. C1 ja H1). Kõikides ringides teostati mõõtmisi kahe nädala jooksul: esimene kord suve esimeses pooles (25. juuni – 13. juuli), teine kord suve teises pooles (29. juuli – 17. august). Kuna on näidatud, et lühikeste ööde tõttu siinsetel laiuskraadidel ei pruugi mulla ja lehtede veepotentsiaalid tasakaalustuda (Sellin, 1999), siis kontrollimaks, millal esineb hübriidhaabadel baaspotentsiaal (Ψ_b , kõrgeim veepotentsiaali väärtus ööpäeva jooksul), teostati mõõtmisi vahetult enne päikese tõusu ning 1 ja 2 tund pärast päikese tõusu. Veepotentsiaali tasakaalustumatuse määramiseks hübriidhaava lehtedes kasutati lehtede pakkimise meetodit (Brodrigg & Holbrook, 2003a; Sellin et al., 2013b). Lehtede sulgemisega Minigrip® kilekotti blokeeritakse transpiratsioon, lehe veepotentsiaal võrdsustub ksüleemi veepotentsiaaliga oksas ning see saavutab kiiremini tasakaalu mulla veepotentsiaaliga.

Enne igat mõõtmistsükli (eelmisel öhtul 19.00 ja 21.00 vahel) kaeti 12 lehte, s.o. kaks lehte mõõtmiskorra kohta mõlemas ringis. Öiste veekadude ja tasakaalustamatuse määra leidmiseks mõõdeti paralleelselt nii kaetud kui ka katmata lehtede veepotentsiaale. Iga mõõtmistsükli jooksul kasutati igas ringis ühe ja sama kännu võsusid ning iga mõõtmiskorra ajal mõõdeti ühes ringis 3 katmata ja 2 kaetud lehte.

2.3. Veepotentsiaali määramine

Lehe veepotentsiaali määramiseks kasutati tasakaalustava rõhu meetodit, rakendades Scholanderi-tüüpi rõhukambrit. Selleks lõigati hübriidhaava lehed (kaetud ja katmata) ükshaaval kännuvõsudelt žiletiga, mille järel need asetati rõhukambrisse nii, et leheroots ulatuks kambrist välja. Seejärel avaldati lehele rõhku, kuni leherootsu lõikepind märgus. Sel hetkel rõhukambris olev ülerõhk on arvuliselt võrdne, kuid vastasmärgiline kambrisse paigutatud lehe veepotentsiaaliga.

2.4. Keskkonnaparametrite mõõtmine

Mulla veepotentsiaali katseringides mõõdeti 15 ja 30 cm sügavusel EQ2 ekvitiensimeetriga (Delta-T Devices, Suurbritannia). Õhutemperatuuri ja suhtelist õhuniiskust mõõdeti termo- ja hügromeetriga HMP45A (Vaisala, Soome). Lehtede märgumist määrati dielektrilise lehe märgumissensoriga LWS-1 (Decagon Devices, Ameerika Ühendriigid), mis asetati mõõtmisperioodil igal öhtul nende kännuvõsude vahetusse lähedusse, mille lehtede veepotentsiaali järgmisel päeval mõõtma hakati. Sensoritelt saadavate andmete salvestamiseks kasutati Em50 dataloggerit (Decagon Devices). Kõikide sensorite andmeid salvestati 10 minuti keskmisena.

2.5. Andmeanalüüs

Katmata (Ψ_{unc}) ja kaetud (Ψ_c) lehtede keskmised veepotentsiaalid ühe mõõtmiskorra kohta arvutati vastavalt kolme ja kahe lehe mõõtmiste keskmisena. Kasutades õhutemperatuuri (T) ja suhtelist õhuniiskust (RH), arvutati atmosfääri veeaururõhu defitsiit (VPD) järgmise valemi abil:

$$VPD = \left[1 - \left(\frac{RH}{100} \right) \right] \cdot 0,6112 \cdot \exp^{\frac{(17,67+T)}{(243,5+T)}} \quad (4)$$

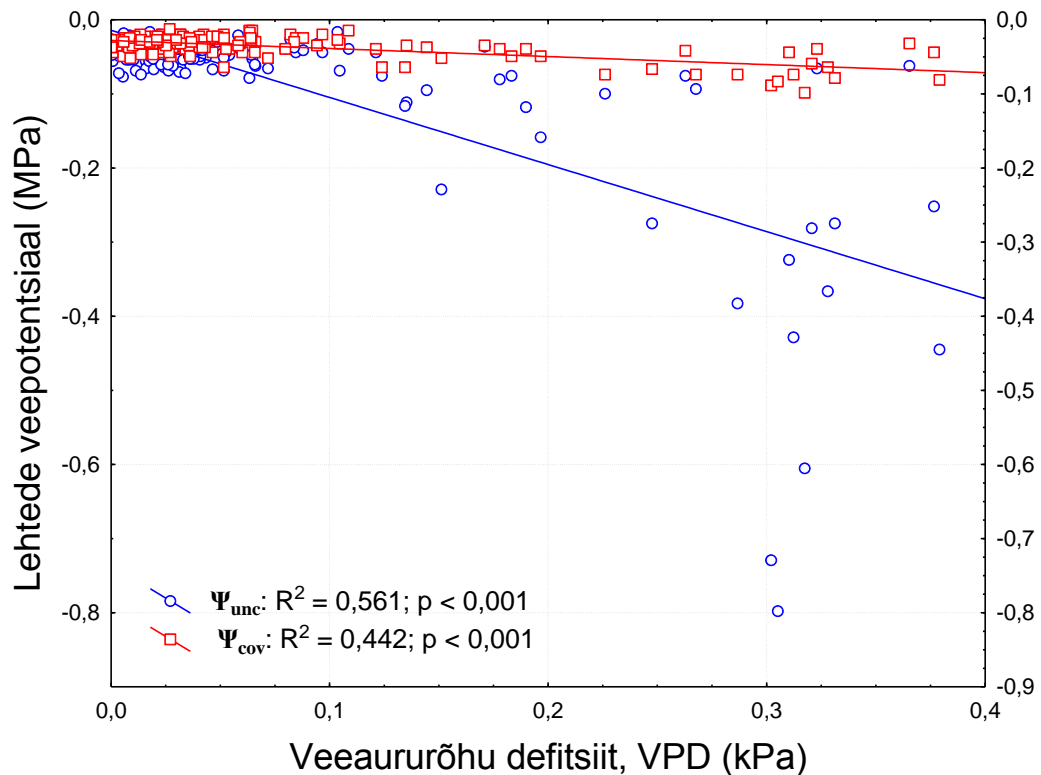
Algandmed sisestati programmiga Excel 2013 (Microsoft Corp., Ameerika Ühendriigid). Andmete statistiliseks analüüsiks kasutati programmi Statistica 7 (StatSoft Inc., Ameerika Ühendriigid). Statistica abil arvutati nii Ψ_{unc} , Ψ_c kui ka mulla veepotentsiaalide (Ψ_s) koidueelsed aritmeetilised keskmised. Niisutustöötluste mõju hindamiseks ja keskmiste omavaheliseks võrdlemiseks kasutati ühefaktorilist dispersioonanalüüsi (ANOVA) ja t -testi. Kuna kontroll- ja niisutusringides uuritavad tunnused statistiliselt üksteisest ei erinenud (s.t. niisutustöötlusel mõju puudus), analüüsiti kogu andmestikku järgnevalt ühtse plokinä. Keskkonnafaktorite mõju uuritavatele tunnustele hinnati mitmefaktorilise dispersioon- (ANOVA) või astmelise regressioonanalüüsiga, kui kõik sõltumatud faktorid olid pidevad. Kuna andmestik oli rangelt tasakaaluline, siis dispersioonanalüüsis kasutati III tüüpi ruutude summat. Andmete vastavust normaaljaotusele kontrolliti Kolomogorov-Smirnovi testi ning dispersioonide homogeensust Levene testi abil. Eeldused täideti andmete logaritmilise või komplekstransformatsiooniga. Üksikute keskkonnafaktorite mõju uuritavatele tunnustele uuriti lineaarse või mittelineaarse regressiooni meetodil.

3. Tulemused

3.1. Keskkonnafaktorite mõju lehe ja ksüleemi veepotentsiaali kujunemisele

Katmata lehtede koidueelsed ja varahommikused veepotentsiaalid sõltusid oluliselt atmosfääri veeaururõhu defitsiidist, päevast aastas, kaste esinemisest mõõtmise hetkel ja lehtede märgumise kestusest eelneval ööl. Mudel (lisa 1) kirjeldas 55,6% tunnuse kogu varieeruvusest ($P < 0,001$). Kõige tugevam mõju katmata lehtede veepotentsiaalile oli atmosfääri veeaururõhu defitsiidil ja kuupäeval, mis kirjeldasid ära vastavalt 14,3% ja 13,9% varieeruvusest, kaste esinemine ja kestus olid väiksema mõjuga (alla 5% varieeruvusest). Regressioonanalüüs kinnitas katmata lehtede veepotentsiaali sõltuvust VPD-st (joon. 1; $R^2 = 0,541$; $P < 0,001$).

Astmeline regressioonanalüüs näitas, et kaetud lehe veepotentsiaal sõltus erinevatest teguritest, milleks olid atmosfääri veeaururõhu defitsiit (VPD), mulla veepotentsiaal, päev aastas ja kaste esinemise kestus lehtedel samal ööl. Saadud mudel (lisa 2) kirjeldas 32,4% tunnuse kogu varieeruvusest ($P < 0,001$), suurema mõjuga olid VPD ja päev aastas; ülejäänud faktorid olid väiksema mõjuga. Regressioonanalüüs kinnitas üsna tugevat seost VPD ja kaetud lehtede veepotentsiaali vahel (joon. 1; $R^2 = 0,442$; $P < 0,001$).



Joonis 1. Kaetud (Ψ_{cov}) ja katmata (Ψ_{unc}) lehtede veepotentsiaali sõltuvus atmosfääri veeaururõhu defitsiidist (VPD).

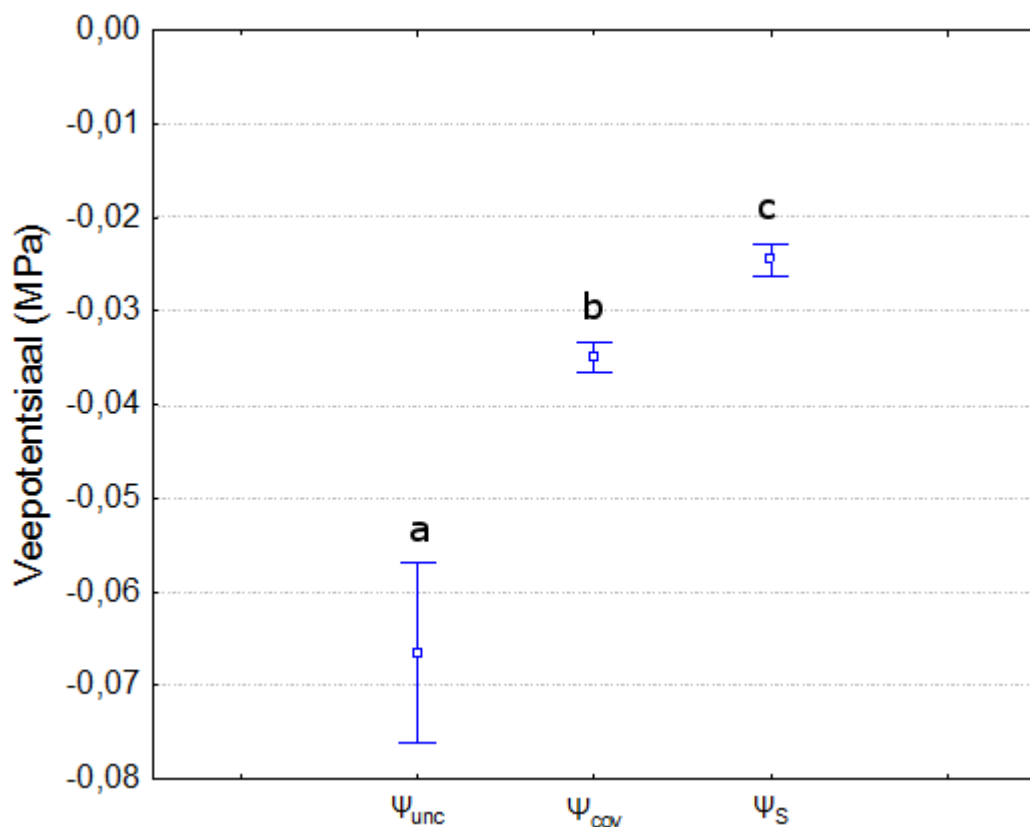
3.2. Õhuniiskusega manipuleerimise mõju veepotentsiaalide tasakaalule

Andmete statistiline analüüs näitas, et õhuniiskusega manipuleerimine ei avaldanud mõju hübriidhaava lehtede koidueelsele veepotentsiaalile ($F=0,651$; $P=0,42$; tabel 1). Nii kontroll- kui ka niisutusringide vastavad väärtused olid praktiliselt samad, mistõttu edasistes analüüsides analüüsiti neid alati koos.

Tabel 1. Õhuniiskusega manipuleerimise lehtede koidueelsele veepotentsiaalile. Ψ_{unc} – katmata lehtede veepotentsiaal; Ψ_{cov} – kaetud lehtede veepotentsiaal; **PDD** – koidueelne veepotentsiaalide tasakaalustamatus; *ns* – faktori mõju ei ole statistiliselt oluline.

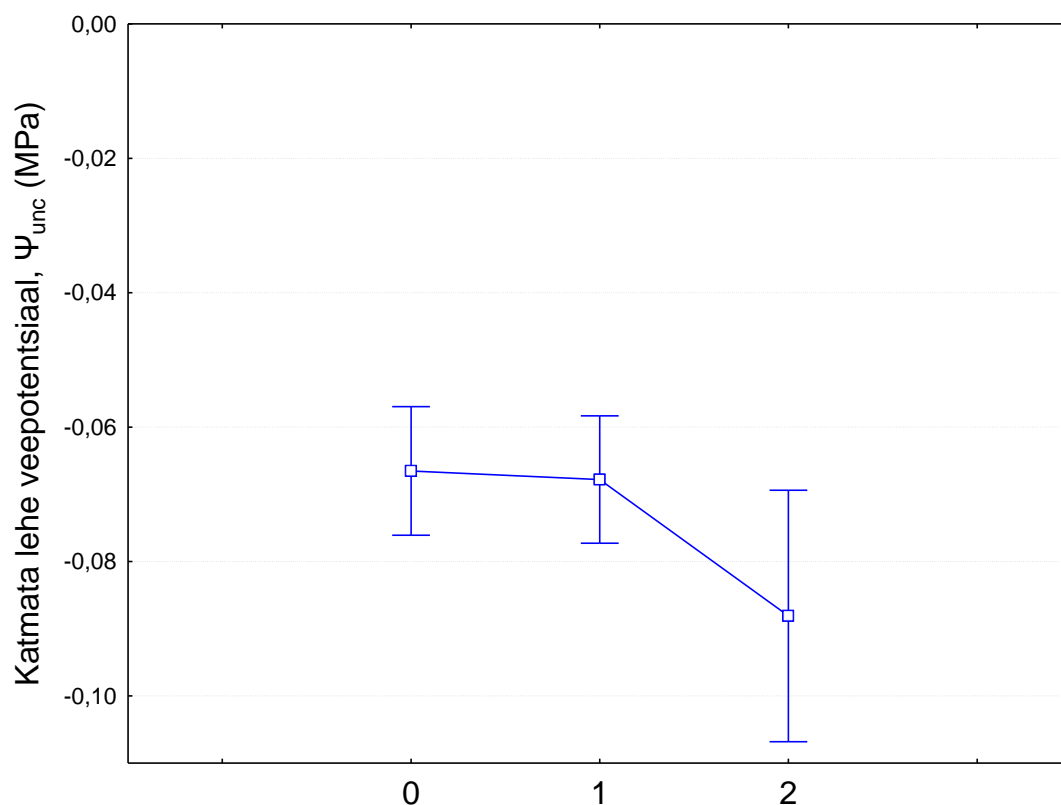
Tunnus	Faktor	Tõenäosus
Ψ_{unc}	Töötlus	<i>ns</i>
	Kellaaeg	<i>ns</i>
Ψ_{cov}	Töötlus	<i>ns</i>
	Kellaaeg	<i>ns</i>

Mulla veepotentsiaal üle kogu mõõtmisperioodi oli keskmiselt -0,025 MPa ning katmata lehtede veepotentsiaal enne koitu oli keskmiselt -0,067 MPa, s.t. 0,042 MPa mulla omast madalam ($P<0,001$). See vahe ongi veepotentsiaalide koidueelse tasakaalustamatuse (PDD) mõõduks. Katmata lehtede koidueelsed ja varahommikused veepotentsiaalid olid 0,032 MPa madalamad ($P=0,003$) kui kaetud lehtedel (-0,035 MPa). Kuna lehtede katmise eesmärk on transpiratsiooni elimineerimine, siis kaetud ja katmata lehtede veepotentsiaalide omavahelise võrdlemise järel võib öelda, et transpiratsiooni osa kogu PDD-st oli 0,032 MPa ehk 65%. Kuigi kaetud lehtede veepotentsiaal oli vaid 0,010 MPa mulla omast madalam, oli see vahe statistiliselt oluline ($P<0,001$; joon. 2).



Joonis 2. Katmata lehtede (Ψ_{unc}), kaetud lehtede (Ψ_{cov}) ning mulla (Ψ_s) koidueelne veepotentsiaal (aritmeetiline keskmine \pm SE). Erinevad tähed tähistavad statistiliselt olulist erinevust.

Kuigi kaks tundi pärast koitu mõõdetud katmata lehtede veepotentsiaal oli umbes 0,02 MPa võrra madalam kui esimesel kahel mõõtmisel, ei olnud eri aegadel (enne koitu ning 1 ja 2 h pärast koitu) mõõdetud veepotentsiaalide vahel olulist erinevust ($P=0,48$; tabel 1; joon. 3).



Joonis 3. Katmata lehtede veepotentsiaal enne koitu (0) ning üks tund (1) ja kaks tundi (2) pärast koitu (aritmeetiline keskmine \pm SE).

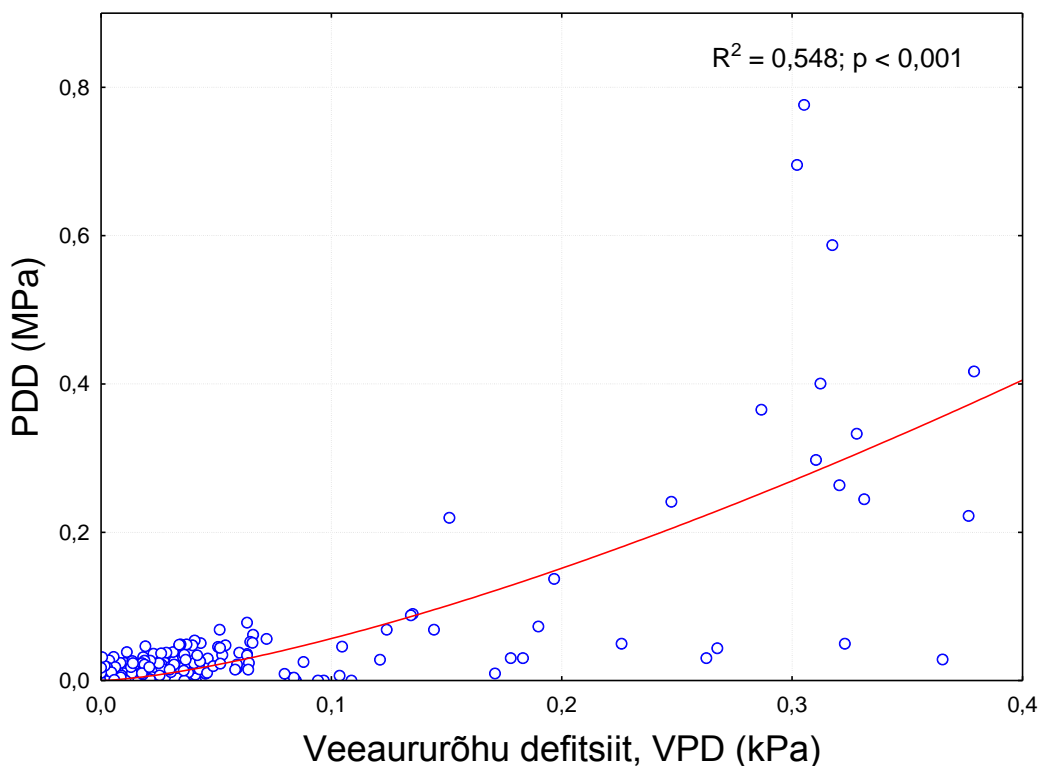
3.3. Keskkonnafaktorite mõju lehe- ja mullaveepotentsiaalide tasakaalule

Andmeanalüüs näitas, et hübriidhaava lehtede koidueelse veepotentsiaali tasakaalustamatuse (PDD) esinemine ja suurus sõltuvad mitmest faktorist: mulla veepotentsiaal (Ψ_s), atmosfääri veeaururõhu defitsiidist (VPD), päevast aastast, mil mõõtmised tehti (Päev) ning kaste esinemisest lehtedel mõõtmise ajal. Mudel tervikuna kirjeldas 64% uuritava tunnuse kogu varieeruvusest. Kõige olulisemaks faktoriks oli mulla veepotentsiaal 30 cm sügavusel (Ψ_s) ja VPD; päev aastast ja lehtede öine märgumine kirjeldasid vähem tunnuse varieeruvusest (tabel 2).

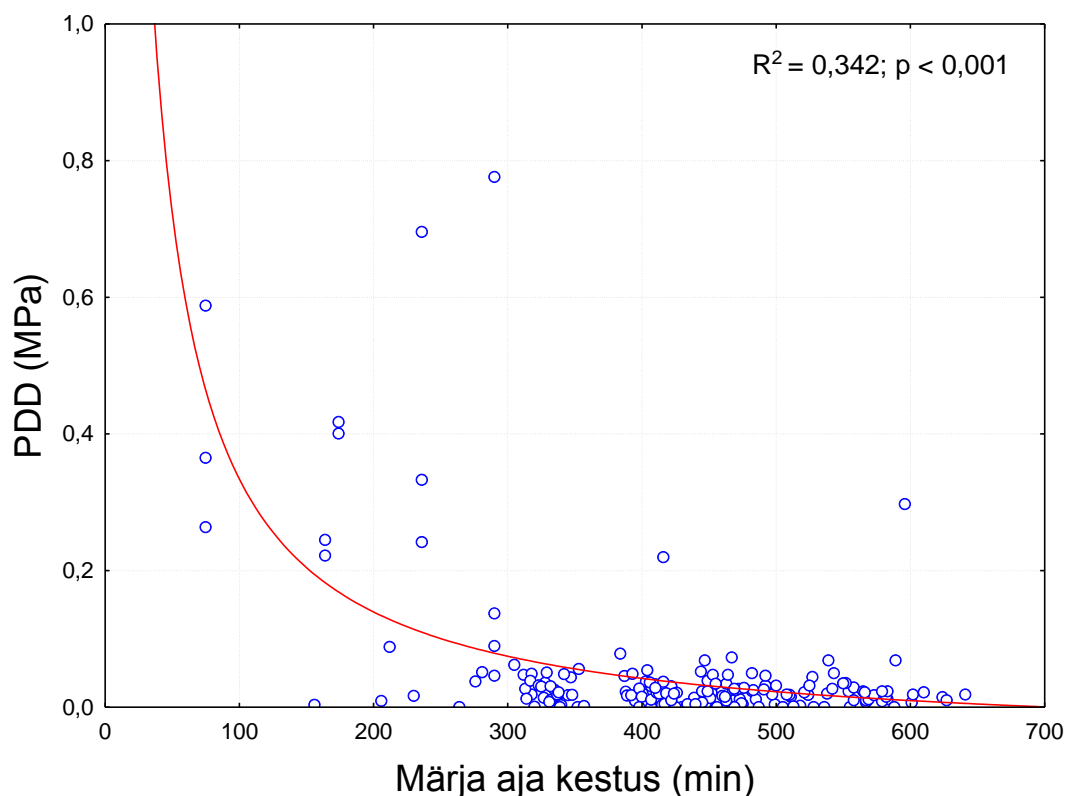
Tabel 2. Kovariatsioonanalüüsi tulemused hindamaks erinevate faktorite mõju hübriidhaava lehtede koidueelse veepotentsiaali tasakaalustamatusele (**PDD**). **Märg**, lehe märgumine mõõtmise hetkel; **Päev**, päev aastas; Ψ_s , mulla veepotentsiaal; **VPD**, atmosfääri veeaururõhu defitsiit; **SS**, ruutude summa; **df**, vabadusastmete arv; **MS**, keskmine ruut; **F**-väärtus; **P**, statistiline olulisus; η^2 , osaline eeta ruut.

	SS	df	MS	F	P	η^2
Märg	13,3	1	13,3	22,6	<0,001	0,114
Päev	14,1	1	14,1	24,0	<0,001	0,121
Ψ_s (MPa)	58,9	1	58,9	100,3	<0,001	0,364
VPD (kPa)	29,5	1	29,5	50,3	<0,001	0,223
Viga	102,8	175	0,59			

PDD oli positiivses seoses VPD-ga ($R^2 = 0,548$; $P < 0,001$): mida suurem on atmosfäärinõudlus, seda suurem on koidueelne veepotentsiaalide tasakaalustamatus (joon. 4). Regressioonanalüüs näitas, et PDD on lehtede märgumise kestusega eelneval ööl negatiivselt seotud ($R^2 = 0,342$; $P < 0,001$): mida kauem on lehed eelneval ööl märjad, seda väiksem oli koidueelne veepotentsiaalide tasakaalustamatus (joon. 5).



Joonis 4. Hübriidhaava lehtede koidueelse veepotentsiaali tasakaalustamatuse (**PDD**) sõltuvus atmosfääri veeaururõhu defitsiidist (**VPD**).



Joonis 5. Hübriidhaava lehtede koidueelse veepotentsiaalide tasakaalustamatuse (**PDD**) sõltuvus märja aja kestusest mõõtmisele eelneval ööl.

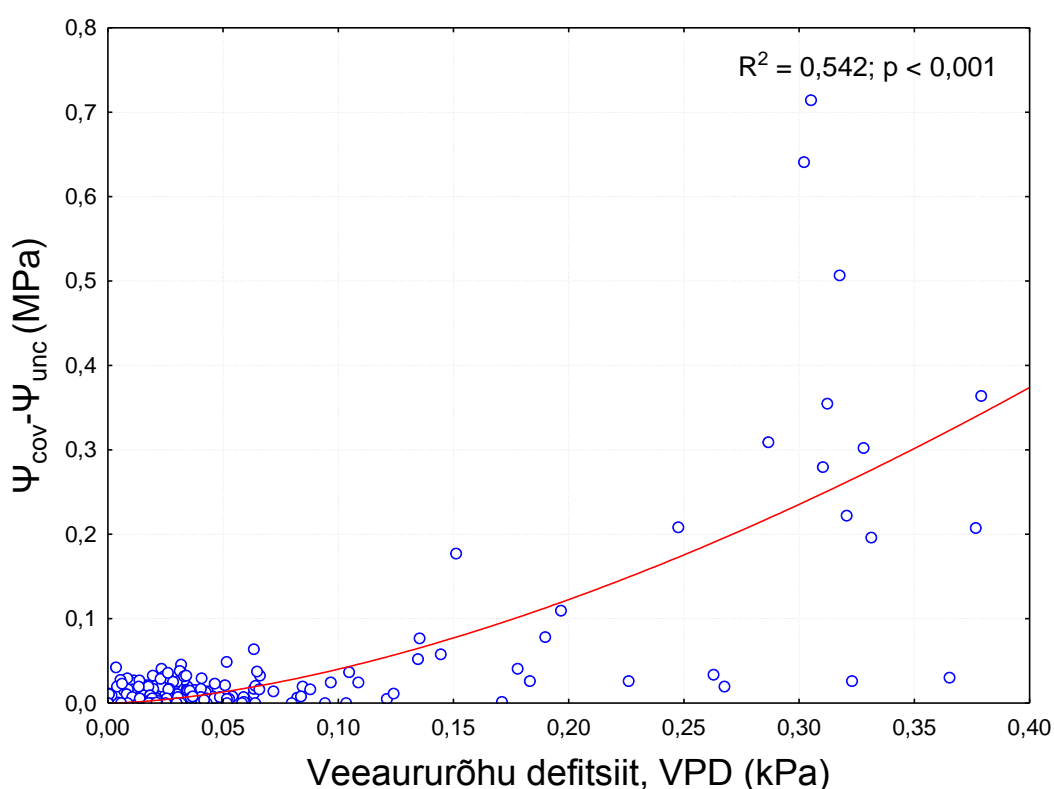
3.4. Keskkonnafaktorite mõju lehe- ja oksa ksüleemi veepotentsiaalide erinevusele

Lehtede koidueelse veepotentsiaali tasakaalustamatusesse ja hommikuse veestaatuse kujunemisse panustas kõige enam öine transpiratsioon. Varahommikust lehe ja oksa ksüleemi veepotentsiaalide erinevust mõjutasid erinevad tegurid. Nendeks olid päev aastas, atmosfääri veeaururõhu defitsiit (VPD), kaste esinemine lehtedel ja selle kestus eelneval ööl ning mõõtmise aeg (enne koitu või 1 ja 2 h pärast koitu). Saadud mudel kirjeldab ära 69% uuritava tunnuse kogu varieeruvusest. Suurema osa andmete varieeruvusest kirjeldasid ära päev aastas ja atmosfääri veeaururõhu defitsiit, teiste faktorite mõju oli väiksem (tabel 3).

Tabel 3. Kovariatsioonanalüüs hindamaks erinevate faktorite mõju kaetud ja katmata lehtede vahelise veepotentsiaali erinevuse kujunemisele. **Aeg**, mõõtmise aeg; **M. kestus**, lehtede märgumise kestus eelneval ööl.

	SS	df	MS	F	p	η^2
Aeg	4,2	2	2,1	3,7	0,03	0,041
Märg	9,2	1	9,2	16,2	<0,001	0,086
Päev	27,3	1	27,3	47,9	<0,001	0,217
M. kestus	3,1	1	3,1	5,5	0,02	0,031
VPD	21,7	1	21,7	38,2	<0,001	0,181
Viga	98,3	173	0,6			

Kovariatsioonanalüüs näitas, et kaetud ja katmata lehtede veepotentsiaalide vahe sõltus kõige enam kuupäevast, mil mõõtmisi teostati, kuigi korrelatsioonanalüüsiga vastavat seost ei tuvastatud. Suve lõpu suunas veepotentsiaalide erinevus suurenes. Kaetud ja katmata lehtede veepotentsiaalide vahe ($\Psi_{\text{cov}} - \Psi_{\text{unc}}$) oli tugevas seoses VPD-ga ($R^2 = 0,542$; $P < 0,001$; joon. 6).



Joonis 6. Kaetud ja katmata lehtede veepotentsiaalide vahe ($\Psi_{\text{cov}} - \Psi_{\text{unc}}$) sõltuvus atmosfääri veeaururõhu defitsiidist (VPD).

4. Arutelu

Teadaolevalt ei ole varem koidueelse veepotentsiaalide tasakaalu kujunemist taime ja mulla vahel kõrgendatud õhuniiskuse tingimustes uuritud. Andmeanalüüs näitas, et FAHMi katsealal ei olnud niisutus- ja kontrollringides hübriidhaabade lehtede koidueelsed ja varahommikused veepotentsiaalid oluliselt erinevad. Seega hübriidhaavaga läbi viidud eksperiment näitas, et õhuniiskuse suurendamisel ei olnud antud olukorras mõju õhulõhede öisele avatusele ning lehtede ja mulla vahelise koidueelse veetasakaalu kujunemisele. Küll aga on varasemates uuringutes kõrgendatud õhuniiskusel tuvastatud mõju paljudele teistele taimede veevahetuse aspektidele (Kupper et al., 2011; Sellin et al., 2014, 2013). Niisutustöötamise mõju puudumine 2013. aasta suvel võis johtuda ka kannuvõsude väikestest mõõtmetest ja lokaalsetest rohurindest – rohurindest lähtuv transpiratsioon varjutas õhuniiskuse mõju.

Katse käigus tuli ilmsiks, et hübriidhaava lehtede ja mulla veepotentsiaalide vahel esineb koidueelne tasakaalustamatus (PDD), s.t. nende vahel ei kujune päikesetõusuks alati tasakaaluseisundit. PDD suurus oli antud katses keskmiselt 0,042 MPa (joon. 2), mis on võrdlemisi väike, võrreldes mitmetes varasemates uuringutes (Bucci et al., 2005, 2004; Donovan et al., 2001, 1999; Kavanagh et al., 2007; Sellin, 1999) saadud tulemustega: PDD väärtus võib teatud tingimustes küündida 0,20 või isegi kuni 2,34 MPa-ni. Tuleb siiski arvestada, et nii suured PDD väärtused esinevad kuivades troopika või lähistroopika kooslustes, kus atmosfäärinõudlus on oluliselt suurem ja mullavee kättesaadavus väiksem kui parasvöötmes (Bucci et al., 2005, 2004; Donovan et al., 2001). Parasvöötme metsakooslustes on PDD esinemist uurinud Kavanagh jt. (2007) ning Sellin (1999), kes selle esinemise ka väljaspool ariidseid alasid tõestasid. Nendes töödes jäid PDD väärtused 0,15 ja 0,34 MPa vahele. Seega võib öelda, et hübriidhaabade lehtede koidueelne veepotentsiaal (Ψ_{pd}) ei ole täiesti adekvaatne hindamaks mulla veestaatust, seda enam, et see on mõõdetud väikestel kannuvõsudel. Suurtel puudel on PDD tõenäoliselt oluliselt suurem.

Ootuspäraselt erinesid lehtede (katmata lehed) ja oksa veepotentsiaalid (kaetud lehed) omavahel. Kaetud ja katmata lehtede veepotentsiaalide vahe annab informatsiooni transpiratsiooni osatähtsuse kohta, mis antud katses põhjustas umbes 65% koidueelsest veepotentsiaalide tasakaalustamatusest. Öise transpiratsiooni esinemine hübriidhaabadel on kooskõlas paljude

töödega, milles selle nähtuse esinemist on täheldatud mitmetel teistel liikidel (Caird et al., 2007). Sarnast transpiratsiooni võrdlemisi suurt osatähtsust kogu PDD-st on näidatud üsna mitmes töös (Bucci et al., 2004; Cavender-Bares et al., 2007; Dawson et al., 2007; Donovan et al., 2001, 1999). Ka kaetud lehtede veepotentsiaalid ei võrdsustunud mulla omaga enne koitu. See tähendab, et peale transpiratsiooni peavad esinema muudki mehhanismid, mis mõjutavad veepotentsiaalide tasakaalu kujunemist mulla ja taime vahel. Neid käesolevas töös ei uuritud. Kuid Bucci jt. (2004) pakkusid välja, et selleks võib olla liiga suur takistus mulla ja varre vahel. Teiseks faktoriks on peetud lahustunud ainete kõrget kontsentratsiooni lehe apoplastis (Donovan et al., 1999), mis alandab sealset osmootset potentsiaali (Ourcival ja Berger, 1995) ning see omakorda kogu veepotentsiaali.

Transpiratsiooni esinemine viitab ühtlasi sellele, et õhulõhed ei ole öösel täielikult sulgunud. Õhulõhede avatusele ja üllatavalt suurele juhtivusele öösel on viidatud enamikes töödes, mis tuvastasid öise transpiratsiooni (Bucci et al., 2004; Cavender-Bares et al., 2007; Donovan et al., 1999). Sellele nähtusele on pakutud nelja erinevat seletust (Dawson et al., 2007): 1) süsiniku fikseerimise soodustamine päeva alguses; 2) toitainete hulga suurendamine taimes, kui nende kättesaadavus on kõige parem; 3) lahustunud hapniku transpordi hõlbustamine ksüleemivoolu abil puitunud kudedesse – 60% sookase (*Betula pubescens*) maltspuitu transporditavast hapnikust jõuab sinna lahustunud kujul (Gansert, 2003); 4) võõrkehade sattumine õhupilusse või sulgrakkude asümmeetria, mis ei lase õhulõhedel sulguda.

Keskkonnafaktorite mõju uurimisel selgus, et PDD suurus hübriidhaaval sõltub kõige enam atmosfäärinõudlusest (VPD) ja mullavee kättesaadavusest (Ψ_s ; tabel 2). PDD oli positiivselt seotud VPD-ga: mida suurem on atmosfääri veeaururõhu defitsiit, seda suuremad on taime öised veekaod ja seda suurem on ka PDD väärtus (joon. 4). VPD olulist mõju veepotentsiaalide tasakaalu kujunemisele mulla ja lehe vahel on näidatud ka varasemates uuringutes (Dawson et al., 2007), s.h. parasvöötme okaspuude näitel (Kavanagh et al., 2007). Ka mulla veesisalduse tugev mõju PDD-le on kooskõlas varasemate töödega, milles on uuritud eeskätt põua mõju taimede veestaatusele (Bucci et al., 2005; Ourcival and Berger, 1995; Rogiers et al., 2012). Mitmetes katsetes, milles ei ole otseselt PDD esinemist uuritud, on näidatud, et veedefitsiidi tingimustes on lehtede koidueelne veepotentsiaal (Ψ_{pd}) oluliselt madalam kui kastmise korral või niiskel aastaajal (Hoffmann et al., 2011; Huang et al., 2013; Marino et al., 2014).

Kuigi koidueelseks ajaks ei olnud lehe ja mulla veepotentsiaalide vahel kujunenud tasakaalu, siis lühikese öö mõjue PDD kujunemisesse ei tuvastatud. See tulemus on mõneti vastuolus Sellini (1999) tööga, kus küll näidati, et hariliku kuuse (*Picea abies*) ja hariliku mustika (*Vaccinium myrtillus*) võrsete koidueelsed veepotentsiaalid samuti ei tasakaalustu mulla omaga, kuid erinevalt käesolevast tööst võivad kuuse ja mustika ööpäevased kõrgeimad veepotentsiaalide väärtused esineda 1 h pärast päiksetõusu. Seletuseks võib pidada n.ö. soodsaid atmosfääritingimusi – madalat õhutemperatuuri ja väga kõrget suhtelist õhuniiskust. Hübriidhaava lehtedel aga koidujärgset veepotentsiaali jätkuvat tõusu ei esinenud (joon. 3).

Peamiseks PDD esinemise eelduseks võib pidada õhulõhede mittetäielikku sulgumist öösel. Kuid siiani on veel ebaselge, miks taimeliike õhulõhesid öösiti lahti hoiavad, kuna selle alaseid uuringuid on senini veel võrdlemisi vähe läbi viidud. Üheks kõige usutavamaks seletuseks peetakse efektiivsemat toitainete omastamist (Caird et al., 2007; Dawson et al., 2007; Kupper et al., 2012). Erinevad tööd on näidanud, et efektiivsem toitainete (eelkõige lämmastiku) omastamine võib olla seotud erinevate ökoloogiliste strateegiatega. Kiirekasvulise hübriidhaava öise ksüleemivoolu intensiivsus on oluliselt suurem toitainerikkamal substraadil kasvades, mis võib anda konkurentsieelise teiste liikide ees (Kupper et al., 2012). Uurimus neotroopilise savanni (Cerrado, Brasiilia) puittaimedega näitas vastupidist – suuremat õhulõhede avatust ja intensiivsemat ksüleemivoolu tingimustes, kus toitainete kontsentratsioon mullas on madalam (Scholz et al., 2007). Selle seletuseks võib pidada vajadust toitaineid efektiivsemalt omastada, kui neid on keskkonnas vähe. Toitainete külluse korral pole nende omastamise efektiivsus nii oluline, kuna kõnealuses avatud koosluses valguskonkurents olulist suurt rolli ei mängi.

Kokkuvõte

Käesoleva töö eesmärkideks oli välja selgitada, kas hübriidhaaval (*Populus tremula* × *P. tremuloides*) esineb koidueelne veepotentsiaalide tasakaalustamatus (PDD) ning kas ja millisel määral suurenenud õhuniiskuse mõjutab tasakaalu kujunemist mulla ja lehe veepotentsiaalide vahel.

Välitööd viidi läbi 2013. aasta suvekuudel Meeksi vallas FAHMi katsealal. Mõõtmistulemused näitasid, et hübriidhaaval esineb PDD, mille suurus sõltub erinevatest keskkonnafaktoritest. Kõige suuremat mõju PDD varieeruvusele avaldasid atmosfääri veeaururõhu defitsiit (VPD) ja mulla veepotentsiaal. VPD olulisust saab põhjendada õhulõhede avatusega öisel ajal, mistõttu oli transpiratsioonil üsna suur osakaal (65%) PDD kujunemises. Õhulõhede öine avatus võib olla seotud vajadusega toitaineid mullast efektiivsemalt omastada, mis annab hübriidhaavale kui kiirekasvulisele liigile konkurentsieelise teiste liikide ees, millel sellist kohastumust pole. Mulla veesisaldus, mida hinnati mulla veepotentsiaali kaudu, oli periooditi piisavalt madal, et mõjutada veepotentsiaalide koidueelse tasakaalu kujunemist lehe ja mulla vahel. Madalam mulla veesisaldus nõrgestab kontakti mullalahuse ja juurte vahel, mistõttu on vee liikumine mullast puudesse takistatud.

Selgitamaks välja, kas õhu niisutamisel on mõju lehe ja mulla veepotentsiaalide vahelise tasakaalu kujunemisele, võrreldi FAHM katsealal niisutus- ja kontrollringide puude koidueelseid ja varahommikusi veepotentsiaale. Katseandmete analüüs erinevate töötluste puude vastavates näitajates olulist erinevust ei tuvastanud. Seega õhu kunstlik niisutamine ei mõjutanud hübriidhaabadel koidueelset tasakaalu lehe ja mulla veepotentsiaalide vahel. Niisutuse mõju puudumine antud katses võib aga johtuda puude väikestest mõõtmetest: kuna kännuvõsudena uuenenud haavad olid alles väikesed ja neid ümbritsev lopsakas rohurinne kõrge, ei pruukinud vabas õhus läbi viidud niisutamine puude õhulõhede regulatsioonile olulist mõju avaldada.

Summary

Development on equilibrium between leaf and soil water potentials in changing environment

The aim of the present thesis was to determine whether hybrid aspen (*Populus tremula* × *P. tremuloides*) exhibits predawn disequilibrium (PDD) of water potentials. If PDD occurs, then it is important to assess the magnitude of PDD and identify the environmental factors driving it. The second purpose of the thesis was to check over if elevated air humidity has an impact on the development equilibrium between leaf and soil water potentials.

The field studies were performed at the FAHM (Free Air Humidity Manipulation) experimental site in summer months of 2013. The results showed that hybrid aspen exhibits PDD defined as soil water potential (Ψ_s) minus predawn leaf water potential (Ψ_{pd}). PDD was affected by several environmental factors, the most important of which were atmospheric vapour pressure deficit (VPD) and Ψ_s . The relevance of VPD could be explained by relatively high stomatal openness at nighttime, leading to major contribution of nocturnal transpiration (~65%) to PDD. Nighttime opening of stomata could be associated with possible benefit of nightly transpiration that helps plants to uptake nutrients (nitrogen in particular) more efficiently. This gives hybrid aspen as fast-growing tree species an advantage in competition for light compared to other plant species that do not possess such adaptation. Soil water status assessed by soil water potential was episodically low enough to affect the development of disequilibrium between leaf and soil water potentials. Low Ψ_s impairs contact between roots and soil liquid phase, which restricts water transfer from soil to plant.

In order to find out whether elevated air humidity affects equilibrium between leaf and soil water potentials, Ψ_{pd} of hybrid aspen trees growing in control and humidified plots was compared. Our analysis showed no significant differences in Ψ_{pd} between the untreated and experimental plots. One can conclude that elevated atmospheric humidity has no effect on the development of equilibrium between leaf and soil water potential. However, the absence of the treatment effect could be explained by small size of the stump sprouts sampled in this study. Lush herb layer surrounding the short sprouts might have diminished the effect of free air humidity manipulation.

Tänuavaldused

Suured tänud igakülse abi eest oma juhendajale dotsent Arne Sellinile. Tänan ka abi eest vanemteadur Priit Kupperit keskkonnaandmete töötlemisel ja välitöödel abiks olemise juures.

Kasutatud kirjandus

Aranda I., Gil L. ja Pardos J.A. (2005) Seasonal changes in apparent hydraulic conductance and their implications for water use of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl] in South Europe. *Plant Ecology* **179**, 155–167.

Brodribb T.J. ja Holbrook N.M. (2003) Changes in leaf hydraulic conductance during leaf shedding in seasonally dry tropical forest. *New Phytologist* **158**, 295-303.

Brodribb T.J. ja Holbrook N.M. (2006) Declining hydraulic efficiency as transpiring leaves desiccate: two types of response. *Plant, Cell and Environment* **29**, 2205-2215.

Bucci S.J., Scholz F.G., Goldstein G., Meinzer F.C., Hinojosa J.A., Hoffman W.A. ja Franco A.C. (2004) Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology* **24**, 1119-1127.

Bucci S.J., Goldstein G., Meinzer F.C., Franco A.C., Campanello P., ja Scholz F.G. (2005) Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees* **19**, 296-304.

Caird M.A., Richards J.A. ja Donovan, L.A. (2007) Nighttime nocturnal conductance and transpiration in C₃ and C₄ plants. *Plant Physiology* **143**, 4-10.

Cavender-Bares J., Sack L. ja Savage, J. (2007) Atmospheric and soil drought reduce nocturnal conductance in live oaks. *Tree Physiology* **27**, 611-620.

Čermák J., Kučera J., Bauerle W.L., Phillips N. ja Hinckley, T.M. (2007) Tree water storage and its diurnal dynamics related to sap flow and changes in stem volume in old-growth Douglas-fir trees. *Tree Physiology* **27**, 181-198.

- Christman M.A., Donovan, L.A. ja Richards J.H. (2009) Magnitude of nighttime transpiration does not affect plant growth or nutrition in well-watered *Arabidopsis*. *Physiologia Plantarum* **136**, 264-273.
- Cruz Z.N., Rodriguez P., Galindo A., Torrecillas E., Ondano S., Mellisho C.D. ja Torrecillas, A. (2012) Leaf mechanisms for drought resistance in *Zizyphas jujuba* trees. *Plant Science* **197**, 77-83.
- Dai C., Edwards G.E. ja Ku M.S.B. (1992) Control of photosynthesis and stomatal conductance in *Ricinus communis* L. (Castor bean) by leaf to air vapor pressure deficit. *Plant Physiology* **99**, 1426-1434.
- Davis S.D. ja Mooney H.A. (1986) Water use patterns of four co-occurring chaparral shrubs. *Oecologia* **70**, 172-177.
- Dawson T.E., Burgess S.S.O., Tu K.P., Oliveira R.S., Santiago L.S., Fisher J.B., Simonin K.A. ja Ambrose A.R. (2007) Nighttime transpiration in woody plants from contrasting ecosystems. *Tree Physiology* **27**, 561-575.
- Donovan L.A. ja Ehleringer J.R. (1994) Water stress and use of summer precipitation in a Great Basin shrub community. *Functional Ecology* **8**, 289-297.
- Donovan L.A., Grise D.J., West J.B., Pappert R.A., Alder N.N. ja Richards J.H. (1999) Predawn disequilibrium between plant and soil water potentials in two cold-desert shrub species. *Oecologia* **120**, 209-217.
- Donovan L.A., Linton M.J. ja Richards J.H. (2001) Predawn plant water potential does not necessarily equilibrate with soil water potential under well-watered conditions. *Oecologia* **129**, 328-325.
- Donovan L.A., Richards J.H. ja Linton, M.J. (2003) Magnitude and mechanisms of disequilibrium between predawn plant and soil water potentials. *Ecology* **84**, 463-470.

El-Sharkawy, M.A. ja Cock, J.H. (1984) Water efficiency of cassava. II. Differing sensitivity of stomata to air humidity in cassava and other warm-climate species. *Crop Science* **24**, 503-507.

European Environment Agency, 2012: Climate change, impacts and vulnerability in Europe 2012. An indicator based report. – EEA, Copenhagen.

Faustino L.I., Bulfe N.M.L., Pinazo M.A., Monteolivo S.E. ja Graciano C. (2013) Dry weight partitioning and hydraulic traits in young *Pinus taeda* trees fertilized with nitrogen and phosphorus in a subtropical area. *Tree Physiology* **33**, 241-251.

Gansert D. (2003) Xylem sap flow as a major pathway for oxygen supply to the sapwood of birch (*Betula pubescens* Ehr.). *Plant, Cell & Environment* **26**, 1803-1814.

Hinckley T.M., Lassoie J.P. ja Running S.W. (1978) Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. – In: Hinckley T., Lassoie J. ja Running S., Forest Science. *The Society of American Foresters*.

Hoffman W.A., Marchin R.M., Abit P. ja Lau O.L. (2011) Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. *Global Change Biology* **17**, 2731-2742.

Huang W., Fu P.-L., Jiang Y.-J., Zhang J.-L., Zhang S.-B., Hu H. ja Cao K.-F. (2013) Differences in the responses of photosystem I and photosystem II of three tree species *Cleistanthus sumatranus*, *Celtis philippensis* and *Pistacia weinmannifolia* exposed to a prolonged drought in a tropical limestone forest. *Tree Physiology* **33**, 211-220.

Intergovernmental Panel of Climate Change, 2007. Climate change 2007: Synthesis report. – IPCC, Valencia.

James J.J., Alder N.N., Mühling K.H., Läubli A.E., Shackel K.A., Donovan L.A. ja Richards J.A. (2006) High apoplastic solute concentrations in leaves alter water relations of the halophytic shrub, *Sarcobatus vermiculatus*. *Journal of Experimental Botany* **57**, 139-147.

Kavanagh K.L., Pangle R. ja Shotzko, A.D. (2007) Nocturnal transpiration causing disequilibrium between soil and stem predawn water potential in mixed conifer forests in Idaho. *Tree Physiology* **27**, 621-629.

Kont A., Jaagus J. ja Aunap R. (2003) Climate change scenarios and the effect of sea-level rise for Estonia. *Global and Planetary Change* **36**, 1-15.

Kupper P., Sõber J., Sellin A., Lõhmus K., Tullus A., Räim O., Lubenets K., Tulva I., Uri V., Zobel M., Kull O. ja Sõber, A. (2011) An experimental facility for free air humidification manipulation (FAHM) can alter water flux through deciduous tree canopy. *Environmental and Experimental Botany* **72**, 432-438.

Kupper P., Rohula G., Saksing L., Sellin A., Lõhmus K., Ostonen I., Helmisaari H.-S. ja Sõber A. (2012) Does soil nutrient availability influence night-time water flux of aspen saplings? *Environmental and Experimental Botany* **82**, 37-42.

Larcher W. (2001) *Physiological Plant Ecology*. 4th edition. – Springer, Berliin.

Marino G., Pallozzi E., Coccozza C., Tognetti R., Giovanelli A., Cantini C. Ja Centritto M. (2014) Assessing gas exchange, sap flow and water relations using tree canopy spectral reflectance indices in irrigated and rainfed *Olea europaea* L. *Environmental and Experimental Botany* **99**, 43-52.

Mitchell R.J., Zutter B.R., Green T.H., Perry M.A. ja Gjerstad D.H. (1993) Spatial and temporal variation in competitive effects on soil moisture and pine response. *Ecological Applications* **3**, 167-174.

Morison J.I.L. ja Gifford R.M. (1983) Stomatal sensitivity to carbon dioxide and humidity A comparison of two C3 and two C4 grass species. *Plant Physiology* **71**, 789-796.

Niglas A., Kupper P., Tullus A. ja Sellin A. (2014) Responses of sap flow, leaf gas exchange and growth of hybrid aspen to elevated atmospheric humidity under field conditions. *AoB Plants*

- Ourcival J.-M. ja Berger A. (1995) Equilibrium between soil water potential and predawn water potential of two pre-saharan shrub species of Tunisia. *Journal of Arid Environments* **30**, 175-183.
- Prior L.D., Eamus D. ja Duff, G.A. (1997) Seasonal and diurnal patterns of carbon assimilation, stomatal conductance and leaf water potential in *Eucalyptus tetrodonta* saplings in a wet-dry savanna in northern Australia. *Australian Journal of Botany* **45**, 241-258.
- Reich P.B. ja Hinckley T.M. (1989) Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on maximum daily leaf diffusive conductance in two oak species. *Functional Ecology* **3**, 719-726.
- Rogiers S.Y., Greer D.H., Hatfield J.M., Hutton R.J., Clarke S.J., Hutchinson P.A. ja Somers. A. (2012) Stomatal response of an anisohydric grapevine cultivar to evaporative demand, available soil moisture and abscisic acid. *Tree Physiology* **32**, 249-261.
- Romo J.T. ja Haferkamp M.F. (1989) Water relations of *Artemisia tridentata* ssp. *wyomingensis* and *Sarcobatus vermiculatus* in the steppe of Southeastern Oregon. *American Midland Naturalist* **121**, 155-164.
- Scholz F.G., Bucci S.J., Goldstein G., Meinzer F.C., Franco A.C. ja Miralles-Wilhelm, F. (2007) Removal of nutrient limitation by long-term fertilization decreases nocturnal water loss in savanna trees. *Tree Physiology* **27**, 551-559.
- Sellin A. (1996) Base water potential of *Picea abies* as a characteristic of the soil water status. *Plant and Soil* **184**, 273-280.
- Sellin A. (1997) Variation in shoot water status of *Picea abies* (L.) Karst. trees with different life histories. *Forest Ecology and Management* **97**, 53-62.
- Sellin A. (1998) The dependence of water potential in shoots of *Picea abies* on air and soil water status. *Annales Geophysicae* **16**, 470-476.

- Sellin A. (1999) Does pre-dawn water potential reflect conditions of equilibrium in plant and soil water status? *Acta Oecologica* **20**, 51-59.
- Sellin A. ja Kupper P. (2004) Within-crown variation in leaf conductance of Norway spruce: effects of irradiance, vapour pressure deficit, leaf water status and plant hydraulic constraints. *Annals of Forest Science* **61**, 419-429.
- Selline A. ja Kupper P. (2005) Variation in leaf conductance of silver birch: effects of irradiance, vapour pressure deficit, leaf water status and position within a crown. *Forest Ecology and Management* **206**, 153-166.
- Selline A. ja Lubenets K. (2010) Variation of transpiration within a canopy of silver birch: effect of canopy position and daily versus nightly water loss. *Ecohydrology* **3**, 467-477.
- Sellin A., Tullus A., Niglas A., Õunapuu E., Karusion A. ja Lõhmus K. (2013a) Humidity-driven changes in growth rate, photosynthetic capacity, hydraulic properties and other functional traits in silver birch (*Betula pendula*). *Ecological Research* **28**, 523-535.
- Sellin A., Niglas A., Õunapuu E. ja Karusion A. (2013b) Impact of phloem girdling on leaf gas exchange and hydraulic conductance in hybrid aspen. *Biologia Plantarum* **57**, 531-539.
- Selline, A., Niglas A., Õunapuu-Pikas E. ja Kupper P. (2014) Rapid and long-term effects of water deficit on gas exchange and hydraulic conductance of silver birch trees grown under varying atmospheric humidity. *BMC Plant Biology* **14**, 72-83.
- Thomas D.S. ja Eamus D. (1999) The influence of predawn leaf water potential on stomatal responses to atmospheric water content at constant C_i and on stem hydraulic conductance and foliar ABA concentrations. *Journal of Experimental Botany* **50**, 243-251.
- Williams J. (1974) Root density and water potential gradients near the plant root. *Experimental Botany* **25**, 669-674.

Zweifel R., Item H. ja Häslér R. (2001) Link between diurnal stem radius change and tree water relation. *Tree physiology* **21**, 869-877.

Zweifel R. ja Häslér R. (2001) Dynamics of water storage in mature subalpine *Picea abies*: temporal and spatial patterns of change in stem radius. *Tree Physiology* **21**, 561-569.

Lisa 1

Kovariatsioonanalüüs hindamaks erinevate faktorite mõju katmata lehtede koidueelse veepotentsiaali kujunemisele. **Märg**, lehe märgumine mõõtmise hetkel; **Day**, päev aastas; **MärgAeg**, märja aja kestus eelneval ööl; **VPD**, atmosfääri veeaururõhu defitsiit.

Effect	Univariate Tests of Significance, Effect Sizes, and Powers for ln_LWP1 (Ott_protokoll2014) Over-parameterized model Type III decomposition							
	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p	Partial eta-squared	Non-centrality	Observed power (alpha=0,05)
Intercept	70,130	1	70,130	11,6149	0,000812	0,062240	11,6149	0,923547
Märg	37,592	1	37,591	6,22591	0,013516	0,034354	6,22591	0,698995
Day	171,272	1	171,272	28,36617	0,000000	0,139483	28,36617	0,999576
MärgAeg	38,758	1	38,7577	6,41905	0,012168	0,035382	6,41905	0,712160
VPD	176,153	1	176,1532	29,17451	0,000000	0,142890	29,17451	0,999671
Error	1056,635	175	6,0375					

Astmeline regressioonanalüüs hindamaks erinevate faktorite mõju kaetud lehtede koidueelse veepotentsiaali kujunemisele. **SWP30**, mulla veepotentsiaal 30 cm sügavusel.

N=180	Regression Summary for Dependent Variable: ln_LWP2 (Ott_protokoll2014) R= .56948917 R²= .32431792 Adjusted R²= .30887376 F(4,175)=20.999 p<.00000 Std.Error of estimate: .44634					
	Beta	Std.Err. of Beta	B	Std.Err. of B	t(175)	p-level
Intercept			-5.41315	0.440769	-12.2811	0.000000
Day	0.289955	0.076686	0.00858	0.002270	3.7811	0.000214
MärgAeg	-0.210900	0.078907	-0.00100	0.000376	-2.6728	0.008234
SWP30	-0.148457	0.068329	-0.00547	0.002518	-2.1727	0.031149
VPD	0.346845	0.076486	2.11469	0.466330	4.5348	0.000011

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Ott Kangur _____,
(*autori nimi*)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose
LEHE JA MULLA VEEPOTENTSIAALIDE VAHELISE TASAKAALU
KUJUNEMINE MUUTUVAS KESKKONNAS _____,
(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja on dotsent Arne Sellin _____,
(*juhendaja nimi*)

- 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **26.05.2014**